Funktionell-morphologische Untersuchungen über die Kieferapparate einiger Plattfische

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der

Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Jürgen Flüchter

aus Berlin

1963

1. Referent: Professor Dr. K. Günther
2. Referent: Professor Dr. W. Ulrich
Tag der mündlichen Prüfung: 27. Juli 1961

Tag der Promotion: 27. Feb. 1963

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Veröffentlicht in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 8, Heft 1 (196
Verlag Duncker & Humblot, Berlin

(Aus dem I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin — Direktoren: Prof. Dr. W. Ulrich, Prof. Dr. K. Günther — und dem Institut für Fischereibiologie in Hamburg — Direktor: Prof. Dr. A. Bückmann)

Funktionell-morphologische Untersuchungen über die Kieferapparate einiger Plattfische*

Von

JÜRGEN FLÜCHTER

(Mit 49 Abbildungen)

Eingegangen am 16. März 1962

Inhalt: Einleitung S. 23. — Material und Methode S. 27. — A. Allgemeine Bemerkungen zum Kieferapparat der Plattfische S. 27. — 1. Das Neurocranium S. 27. — 2. Der Oberkiefer S. 30. — 3. Der Unterkiefer S. 32. — B. Funktionell-morphologische Analyse der Kieferbewegungen beim Nahrungserwerb einiger Plattfische S. 34. — I. Die Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) S. 34 — 1. Der Oberkiefer S. 35. — 2. Der Unterkiefer S. 44. — 3. Bemerkungen über die Kieferbezahnung und den Kieferschluß S. 53. — 4. Untersuchung über die Gestalt der accessorischen Nasalsäcke und ihre funktionellen Beziehungen zum Kieferapparat S. 54. — II. Der Heilbutt (*Hippoglossus hippoglossus* L.) S. 57. — Der Oberkiefer S. 57. — Der Unterkiefer S. 62. — III. Der Steinbutt (*Scophthalmus maximus* L.) Der Oberkiefer S. 66. — Der Unterkiefer S. 73. — IV. Die Schefschnut (*Lepidorhombus whiff-iagonis* W.) S. 75. — Der Oberkiefer S. 76. — Der Unterkiefer S. 77. — C. Bemerkungen über die Kiefermuskulatur der untersuchten Arten S. 78. — D. Zusammenfassende funktionelle Interpretation der Ergebnisse S. 79. — Literatur S. 90. — Verzeichnis der Abkürzungen S. 91.

Einleitung

Über die Möglichkeit und die Problematik funktionell-morphologischer Untersuchungen ist von mehreren Seiten (Petersen 1914, Weber 1952, Kampf 1960) schon das Grundsätzliche gesagt worden, so daß an dieser Stelle darauf einzugehen sich erübrigen mag.

Im Zusammenhang mit einer Anzahl von Untersuchungen, die in den letzten Jahren den funktionellen Spezialisationen und Adaptationen der Viscerocranien von Knochenfischen gewidmet wurden (Tschernavin 1953, Günther und Deckert 1953, 1955, 1959, 1960, Kirchhoff 1958, Kampf 1961, Kayser 1962), sollen hier die Ergebnisse vergleichender, funktionsmorphologischer Untersuchungen über die Kieferapparate von Plattfischen vorgeführt werden. Funktionelle Besonderheiten sind bei ihnen schon wegen der bekannten, mehr oder weniger erheblichen Asymmetrien zu erwarten, die die Syncranien der erwachsenen Plattfische auszeich-

* D 188

nen. Für diese vergleichenden Untersuchungen wurden hier zunächst nur Vertreter der Familie Pleuronectidae (Scholle *Pleuronectes platessa* L. und Heilbutt *Hippoglossus* L.) sowie der Familie Bothidae (Steinbutt *Scophthalmus maximus* L. und Schefschnut *Lepidorhombus whiff-iagonis* Walbaum) herangezogen (Artnamen nach Norman 1934).

Mit der Anatomie von Plattfischen hat sich eine große Anzahl von Autoren beschäftigt. Für die Schädelmorphologie besonders wichtig sind die Untersuchungen von Traquair (1865), welche vor allem die Strukturveränderungen in der Augen- und Ethmoidalregion zum Gegenstand haben. Eine ausführliche osteologische Beschreibung der Scholle lieferten Cole und Johnstone (1901). An den Bewegungen für das Öffnen und Schließen des Maules sind bei den Teleostiern nicht nur die Kiefer, sondern praktisch das ganze Viscerocranium beteiligt. Eine Übersicht über die an den Bewegungen des Teleostiermaules mitwirkenden Strukturen geben Petersen (1914) und Tschernavin (1948).

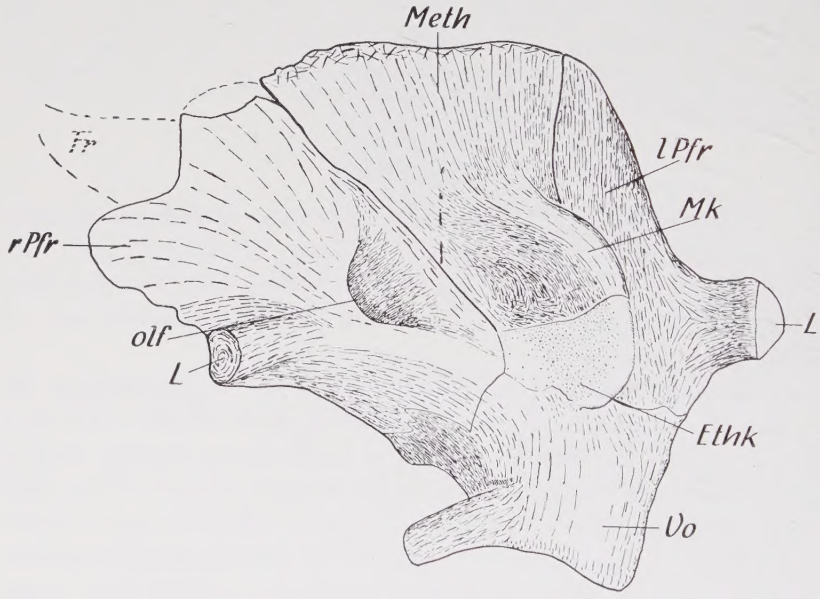

Abb. 1. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Rostralansicht des Neurocraniums — Links vom Beschauer aus die Augen —, rechts die Blindseite.

Die Struktur und Funktion einzelner Gelenke des Teleostierschädels sowie bestimmte, an ihnen auftretende mechanische

Zwangsläufigkeiten sind sehr eingehend von Petersen an *Gadus* untersucht worden.

Mit dem Ablauf des Maulöffnens bei einer größeren Zahl von Teleostiern hat sich van Dobben (1937) beschäftigt; er hat auch Scholle und Steinbutt in dieser Richtung untersucht. Seine Ergebnisse ließen sich in der vorliegenden Arbeit jedoch nicht bestätigen.

Die Plattfische sind dadurch auffällig, daß sie als Grundfische auf einer Körperseite liegen, wobei der Fisch im ganzen seine Körpergestalt etwa beibehält. Auffällige Umkonstruktionen des Kopfes betreffen nur den Bereich der Augen, die Kiefer dagegen bleiben in ihrer ursprünglichen Lage, so daß die Kieferbewegung, funktionell gesehen, nicht mehr von oben nach unten, sondern von links nach rechts bzw. umgekehrt erfolgt.

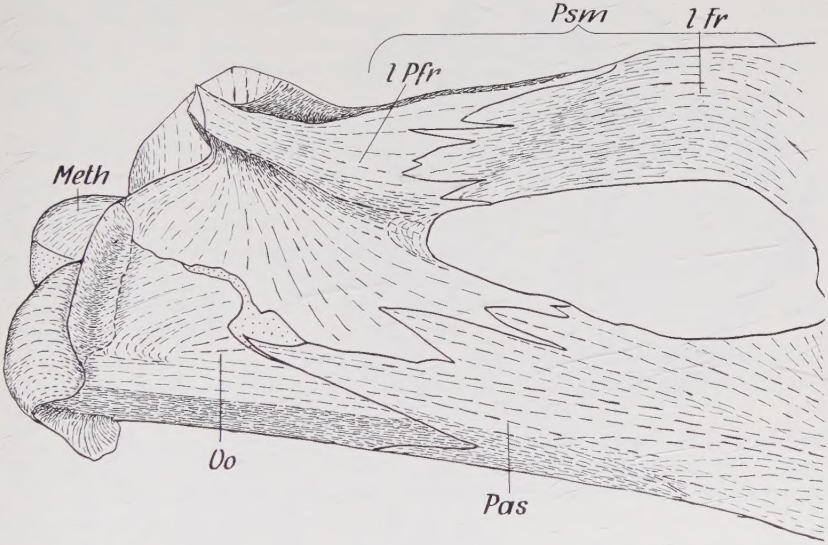

Abb. 2. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht der Ethmoidalregion von links — Blindseite —

Bei den hier untersuchten Arten handelt es sich um die trophobiologischen Lebensformtypen einmal räuberisch lebender Großbrockenschlinger, im wesentlichen wohl Fischfresser (Ehrenbaum 1936): Heilbutt (Pleuronectidae), Steinbutt und Scheffschnut (Fam. Bothidae); sowie um einen „Weidegänger" (Franz 1910): die Scholle (Fam. Pleuronectidae), die benthale und wenig vagile — auch beschalte — kleinere Beutetiere vom Boden her aufnimmt.

Wie Günther (1953) in besonderer Fragestellung hervorhob, bestehen bestimmte Beziehungen zwischen der Nahrungserwerbsart eines Fisches und der Öffnungsrichtung seines Maules. Gerade bei dem „Weidegänger", der Bodennahrung aufnehmenden Scholle, ist wegen der eigenartigen Stellung der Kiefer als Folge der besonderen Lage der Plattfische auf dem Substrat, die Frage von hohem Interesse, wie deren funktionell unterständiges Maul (Cole u. Johnstone 1901) verwirklicht wird und funktioniert. Dieses physiologisch unterständige, zum Boden gerichtete Maul öffnet sich ja, morphologisch gesehen, zur Seite des Fisches hin. Um diese Besonderheit zu ermöglichen, sind im Kieferbereich noch adaptative Spezialisationen entwickelt, derentwegen die Scholle in der Beschreibung vorangestellt werden soll.

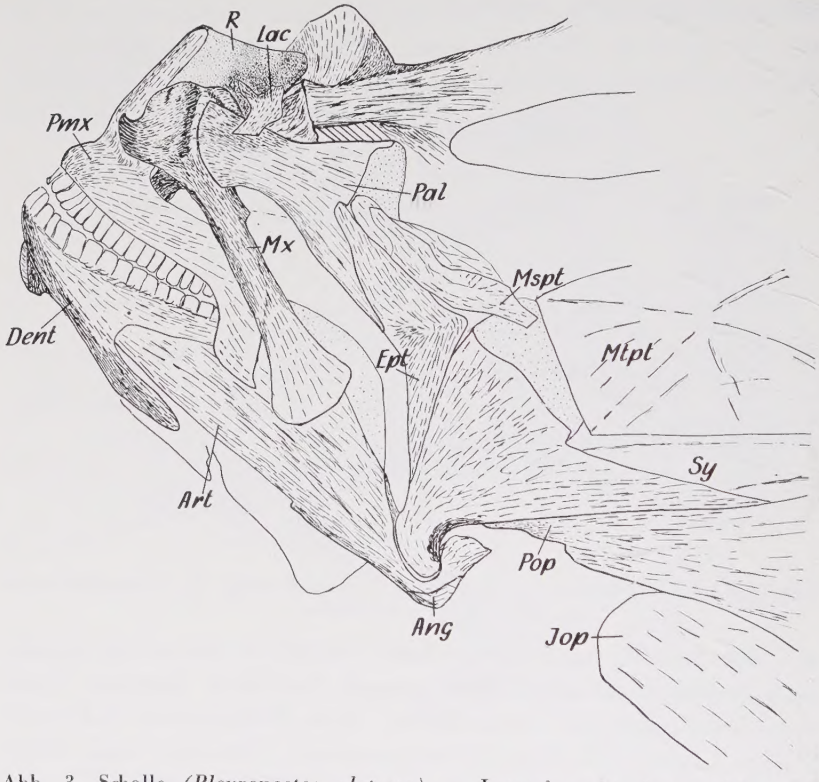

Abb. 3. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht des geschlossenen Kieferapparates von links — Blindseite —

Die für die Kieferbewegungen sehr ähnlich beanspruchten heterosomaten Raubfische sind Mitglieder verschiedener Familien

(siehe oben). Es soll nun im folgenden auch untersucht werden, ob die ernährungsbiologisch einander sehr ähnlichen räuberischen Plattfische die gleichen viscerocranialen Adaptationen erworben haben oder ob sich die Bothidae hierin von den Pleuronectidae unterscheiden, zu welch letzteren ja auch die Scholle mit ihren ganz abweichenden viscerocranialen Adaptationen gehört.

Material und Methode

Zur Untersuchung dienten Köpfe von *Pleuronectes platessa* L. (Pleuronectidae), *Hippoglossus hippoglossus* L. (Pleuronectidae), *Scophtalmus maximus* L. (Bothidae), *Lepidorhombus whiff-iagonis* Walbaum (Bothidae).

Um die einzelnen Schädelknochen in ihrer normalen Lagebeziehung sehen zu können, wurde ein von Spalteholz (1911) angegebenes Verfahren zur Aufhellung der Objekte durch Einlegen derselben in ein Gemisch von Wintergrünöl und Benzylbenzoat angewandt. In Verbindung mit der auch beim Präparieren angewandten Methode, die Knochen mit Alizarin vorher rot anzufärben, half dieses Verfahren besonders bei der Untersuchung des Oberkieferapparates und der Quadrato-Mandibulargelenke; denn diese Methode ermöglicht es, in Situ in die Gelenke hineinzusehen, ohne durch Präparation irgendwelche Artefakte zu setzen.

Zur Anfertigung der Abbildungen wurden die aufgehellten Präparate mit Dokumentenfilm (der rotblinde Dokumentenfilm läßt die angefärbten Knochen besonders stark hervortreten) im Durchlicht fotografiert. Das Negativ wurde auf Papier projiziert und gezeichnet. Dadurch wurden die Lagebeziehungen richtig erfaßt und die zeichnerische Verzerrung der Einzelelemente möglichst vermieden. Auf diese beiden Eigenschaften der Darstellung mußte gerade bei den hier vorliegenden Objekten besonders Wert gelegt werden. Knorpel und Bänder sowie noch fehlende Einzelheiten konnten dann an Hand eines gewöhnlichen Präparates eingetragen werden.

Für die Gewährung des Arbeitsplatzes, der Gerätschaften und Chemikalien, schulde ich Herrn Professor Dr. Ulrich, dem Direktor des I. Zoologischen Instituts der Freien Universität, vielen Dank.

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Günther, für die Hilfe, die er mir bei der Durchführung der Untersuchungen und besonders bei der Darstellung der Egebnisse zuteil werden ließ, sowie für die vielen klärenden und anregenden Diskussionen.

Herzlich danken möchte ich auch Herrn Professor Dr. Bückmann, der mir in sehr entgegenkommender Weise im Institut für Fischereibiologie in Hamburg Arbeitsmöglichkeiten zur Verfügung stellte.

A. Allgemeine Bemerkungen zum Kieferapparat der Plattfische

1. Das Neurocranium

Die Osteologie des Neurocraniums der Plattfische ist bereits bekannt. Es sollen hier nur einige Angaben gemacht werden, die für das Verständnis der nachfolgenden Ausführungen notwendig sind. Die Schädelasymmetrie der Heterosomata tritt erst postembryonal

auf. Welche Seite des Tieres zur funktionellen Unterseite wird, ist gewöhnlich familienweise festgelegt (vgl. v. U b i s c h 1951/52). Die Pleuronectidae Scholle und Heilbutt liegen auf der linken, die Bothidae Steinbutt und Schefschnut auf der rechten Körperseite. Während die eigentliche Gehirnkapsel ihre Symmetrie nahezu beibehält, finden im Bereich der Augen auffällige Umkonstruktionen statt. Nach T r a q u a i r (1865) repräsentiert das zwischen beiden Augen sich weit nach vorn erstreckende augenseitige und ein mehr oder weniger großer Anteil des blindseitigen Frontale die ursprüngliche, jetzt zur Augenseite hin verschobene Mittellinie, während sich zwischen blindseitigem Frontale und Präfrontale eine neue Verbindung bildet, von T r a q u a i r Pseudomesial genannt, die wohl zur Aufrechterhaltung der Festigkeit und als Träger der bei Plattenfischen

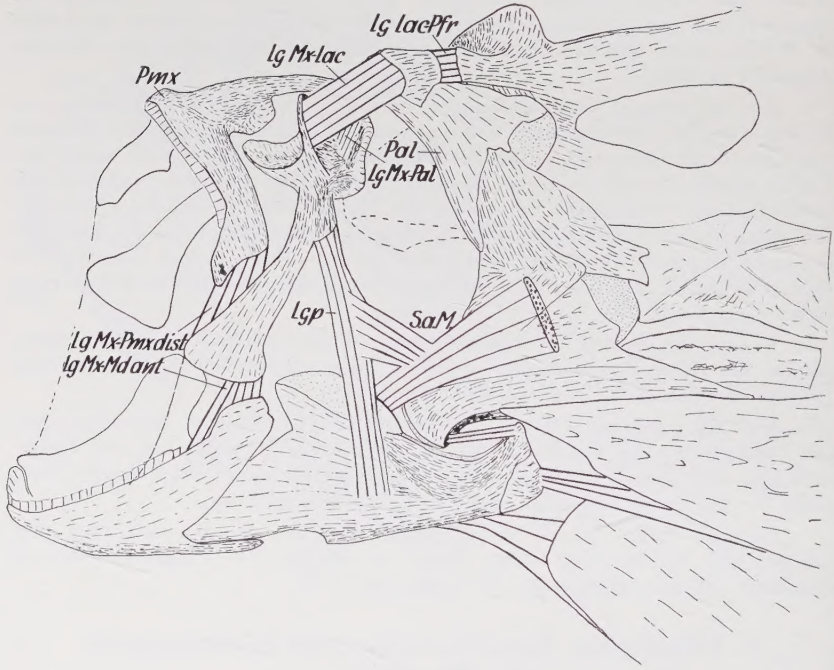

Abb. 4. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht des geöffneten Kieferapparates mit den zugehörigen Bändern von links — Blindseite —

sehr weit nach vorn reichenden Rückenflosse unentbehrlich ist (Abb. 2, 31, 36: Psm). Ventral sind die Abweichungen geringer, das Parasphenoid ist im vorderen Teil etwas zur Blindseite hin gebogen

und trägt blindseitig eine flache Kante, die das blindseitige Präfrontale zusätzlich abstützt (Abb. 2, 16, 31, 36: Pfr). Der Vomer ist in das Parasphenoid meist etwas zur Blindseite hin eingeschaftet (Abb. 1, 2, 13, 31, 36, 40, 41: Vo). Ziemlich verschieden sind die Präfrontalia. Während das der Augenseite als vordere Stütze für das zugehörige Auge dient, ist das blindseitige mit dem blindseitigen Frontale zum ebenerwähnten Pseudomesial zusammengetreten; es trägt bei Heilbutt und Scholle rostral einen Fortsatz zum Ansatz des Lacrymale. Das zwischen den beiden Präfrontalia sitzende Mesethmoid trägt eine auffällige, bei den einzelnen Arten, wie noch zu schildern, verschieden gestaltete „Mittelkante", auf welcher der noch zu beschreibende Rostralknorpel, ein nicht sicher homologisierbares Gebilde (H o f e r 1938), im Zusammenhang mit der Aktivierung des Oberkiefers im wesentlichen rostral ventral gleitet. Die eben geschilderten Gegebenheiten führen dazu, daß die Mesethmoidalkante und der Vomerkopf, auf denen der Oberkieferapparat aufsitzt, in der rostralen Verlängerung der Wirbelsäule gesehen, etwas zur Blindseite hin versetzt sind, sie liegen jedoch ziemlich genau in der rostralen Verlängerung der Rückenflosse. Eine Mediane kann man durch einen Plattfisch grundsätzlich nicht legen, da sich die Hälften niemals spiegelbildlich zueinander verhalten.

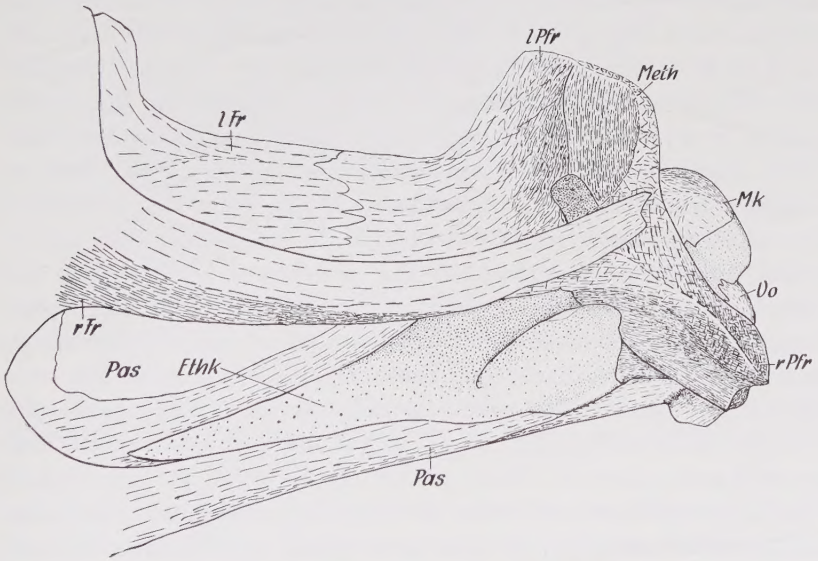

Abb. 5. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht der Ethmoidalregion von rechts — Augenseite —

2. *Der Oberkiefer*

Viele der von anderen Autoren für die Mechanik der Kieferapparate symmetrischer Teleostier gefundenen Gegebenheiten gelten auch für die hier behandelten Plattfische; danach kann man im allgemeinen drei Systeme unterscheiden (H o f e r 1938).

1. Das Ausschwenken der Suspensorien.
   Es kann unabhängig von allen anderen Bewegungen vor sich gehen und wird dann von den Mm. levatores arcus palatini bewirkt. In erster Linie aber ist die seitwärtige Ausschwenkung der Suspensorien bei den Teleostiern gekoppelt an den Mechanismus, der auch die Absenkung des Unterkiefers bewirkt, und wird mit dieser in einem Arbeitsgang vollzogen (H o l m q u i s t 1910, P e t e r s e n 1914, v a n D o b b e n 1937).
2. Das Absenken des Unterkiefers.
   Diese Bewegung ist bei den meisten daraufhin untersuchten Teleostiern zum Teil abhängig vom Ausschwenken der Suspensorien (P e t e r s e n 1914, v a n D o b b e n 1937, K a m p f 1961).
3. Das Vorstülpen des Maxillarapparates.
   Abhängig vom Absenken des Unterkiefers (v a n D o b b e n 1937), bei den Plattfischen außerdem meist eng verbunden mit dem Abspreizen der Suspensorien.

Der Oberkieferapparat der hier beschriebenen Arten besteht, wie gewöhnlich bei Percoiden, aus den beiden bezahnten Prämaxillaria und den Maxillaria als dem „neuen" Oberkiefer, und aus dem unpaaren Rostralknorpel. Der „alte" Oberkiefer, die beiderseitigen Palatin-Pterygoid-Quadrat-Spangen, ist integrierter Bestandteil der Suspensorien und gewinnt mit deren Beweglichkeit hier eine besondere Bedeutung für die Funktionsweise des „neuen" Oberkiefers. Die Prämaxillaria bilden die vordere Begrenzung des Mundrandes. Jedes Prämaxillare trägt medial einen flachen caudal gerichteten Fortsatz (den processus ascendens), welcher dem eben erwähnten Rostralknorpel aufliegt und mit ihm recht fest verbunden ist; an diesen Caudalfortsätzen sind die Prämaxillaria auch miteinander bindegewebig verbunden. Ein zwischen der Zahnkante und dem Fortsatz befindlicher Gelenkkopf (Abb. 24, 28) für eine Gelenkung mit dem Maxillare spielt bei den noch zu schildernden Bewegungen der Prämaxillaria eine Rolle. Der Rostralknorpel hat etwa die Gestalt einer Rübe, welche parallel zu ihrer Längsachse eine ventrale Einkerbung trägt, womit er auf die obenerwähnte Mesethmoidalkante gepaßt ist. Damit erfährt der Knorpel, der dem Schädel nur locker aufliegt und keine direkte Verbindung zum Neurocranium hat, für seine Bewegungen nach rostral-ventral an der Mesethmoidalkante entlang eine feste Führung. Am rostralen Drittel des Knorpels sind auf der Oberseite die Prämaxillaria, auf der Unter-

seite die Maxillaria mit sehr kurzen elastischen Fasern beweglich befestigt. Am Maxillare kann man einen Gelenk-Teil und den Stiel unterscheiden; der Gelenk-Teil sitzt am Stiel und hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem trichterförmigen Hut eines kleinen Pilzes, dessen Rand nicht rundherum gleich hoch, sondern nach rostral etwas niedriger ist, wobei der hintere Teil der Eindellung den Knorpel rostral teilweise umfaßt, während der vordere in der Ruhelage den Gelenkkopf des Prämaxillare aufnimmt. Am Schädel

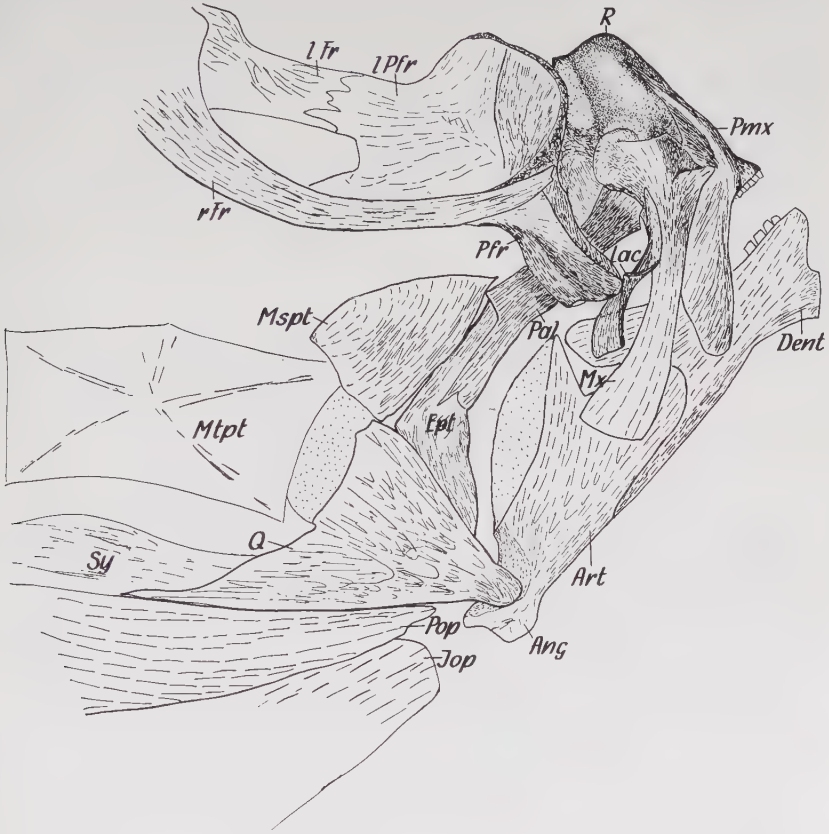

Abb. 6. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht des geschlossenen Kieferapparates von rechts — Augenseite — beachte den Abstand von Prämaxillare und Dentale, vgl. Abb. 3.

und den Suspensorien ist der Oberkiefer mit dem allgemein (z. B. Petersen 1944) als Ligamentum tricruciatum bezeichneten, wenngleich hier abgewandelten Bänderkomplex befestigt. Außerdem ist unmittelbar dorsal davon bei allen hier untersuchten Arten eine

„Sehnenplatte“ zwischen den vorderen Lateralkanten der Maxillar-Gelenkpfannen und dem Mesethmoid ausgespannt. In der Beweglichkeit der einzelnen Kieferteile zueinander zeigen die einzelnen Arten charakteristische Unterschiede; deshalb erfordert die Oberkiefermechanik eine artlich gesonderte Beschreibung.

3. Der Unterkiefer

Über den Senkungsmechanismus des Unterkiefers und über den Mechanismus des Unterkiefer-Suspensorialgelenks symmetrischer Teleostier liegen ausführliche Untersuchungen vor; danach muß das Quadrato-Mandibulargelenk eine Drehbarkeit des Artikulare um drei Achsen ermöglichen (vgl. Petersen 1914, Höller 1935, van Dobben 1937, Hofer 1938):

1. Drehung um die Frontalachse zum Absenken des Unterkiefers.
2. Drehen um eine Vertikalachse, da beim Ausschwenken der Suspensorien die

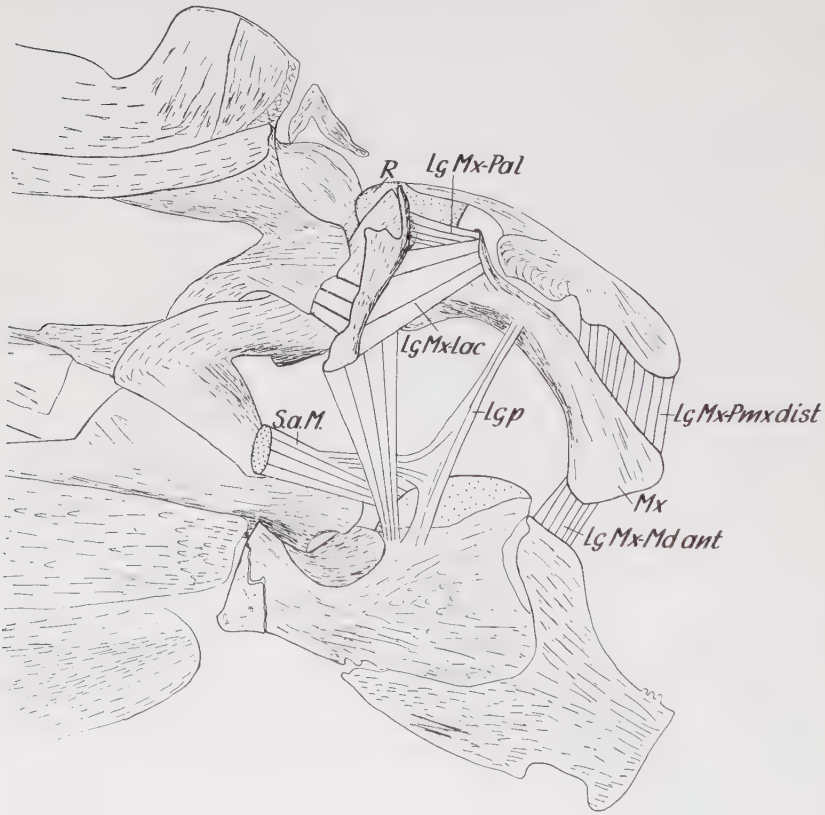

Abb. 7. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht des geöffneten Kieferapparates mit den zugehörigen Bändern von rechts — Augenseite —

Kiefergelenke voneinander seitwärts entfernt werden, während die Kiefer vorn gelenkig miteinander verbunden sind.

3. Eine Drehung jeder Kieferhälfte um ihre Längsachse mit der Zahnkante nach außen, die durch den Winkel, den das Kiefersymphysengelenk gegen eine Dorsoventralachse bildet, bedingt wird.

Von Holmquist wurde nachgewiesen, daß nicht der Musculus protractor hyoidei die Senkung des Unterkiefers bewirkt, der Zug also nicht an der Kieferspitze angreift; sondern diese Bewegung kommt durch das Zurückziehen der Ligamenta mandibulo-interopercularia, die am ventrocaudalen Ende des Articulare-Angulare ansetzen, zustande. Holmquist gab auch an, daß dieser Zug hauptsächlich über den Hyoidbogen, durch die enge Kopplung zwischen Interoperculare und Interhyale — daneben aber auch über den Opercularapparat bei Kontraktion des M. levator operculi — auf das Interoperculare ausgeübt werden kann. Ein solcher Zug bewirkt zugleich auch die Ausschwenkung der Suspensorien (Woskoboinikoff 1932, van Dobben 1937). Die Absenkung des Unterkiefers über eine erste sehr geringe Öffnungsweite hinaus ist indessen für die meisten Telestier nur bei gleichzeitiger Ausschwenkung der Suspensorien möglich, während die Schließung bei jeder Stellung der Suspensorien möglich bleibt.

Dies hat Petersen (1914) als die „partielle Zwangsläufigkeit" in der Beweglichkeit von Kiefern und Suspensorien der Teleostier bezeichnet. Die mechanische Ursache hierfür liegt im Bau des Quadrato-Mandibulargelenks. Dieses Gelenk ist ein Sattelgelenk. Der dem Reiter entsprechende zum Quadratum gehörige Kopf des Gelenks hat etwa die Gestalt einer Garnrolle, um welche die sattelförmige, dem Artikulare angehörige Pfanne herumläuft, wobei sie mit der „Rückenlehne" des Sattels, dem Processus ascendens gegen die ventrale Kante des Quatratum stößt. Die Öffnung des Maules geht nur weiter, wenn der Processus ascendens lateral an der Ventralkante des Quadratum vorbeigleiten kann; das aber kann er nur nach vorangegangener Ausschwenkung der Suspensorien. Diese Verhältnisse sind an verschiedenen Objekten untersucht und beschrieben worden (Petersen 1914, Höller 1935, Hofer 1938, Kampf 1961, Kirchhoff 1958) und besitzen auch für die untersuchten räuberischen Plattfische Gültigkeit; lediglich bei der Scholle sind im Zusammenhang mit der funktionellen Unterständigkeit des Maules bedeutende Abweichungen vorhanden, um derentwillen letztere in der folgenden Beschreibung vorangestellt wird.

B. Funktionell-morphologische Analyse der Kieferbewegungen beim Nahrungserwerb einiger Plattfische

I. Die Scholle (*Pleuronectes platessa* L.)

Die Scholle, die im Unterschied zu den anderen, hier besprochenen Arten ihre Nahrung vom Boden her aufnimmt (Franz 1910), sollte ein unterständiges Maul erwarten lassen. Ein solches (morphologisch eigentlich seitenständiges Maul) ist, wie seit langem bekannt (Cole und Johnstone 1901), funktionell auch tatsächlich vorhanden. Im folgenden soll dargestellt werden, wie es verwirklicht ist und funktioniert.

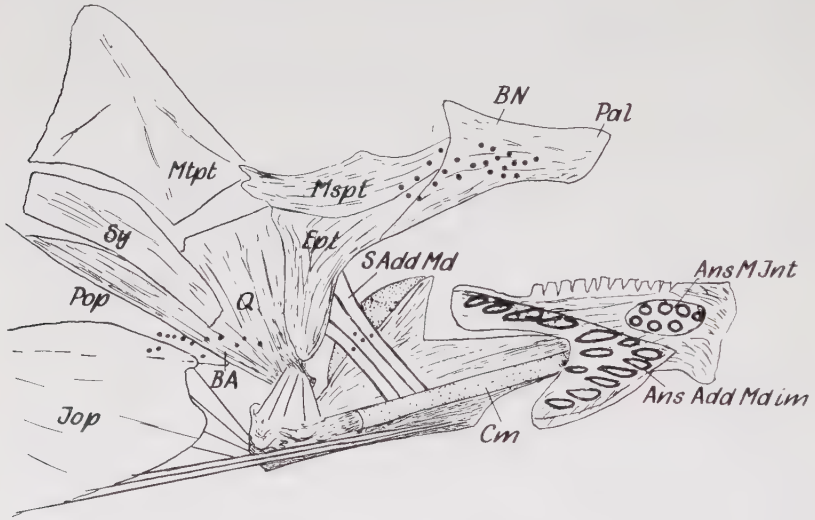

Abb. 8. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Unterkiefer und Teil des Suspensoriums von medial — Blindseite —

Die Allgemeinheiten in der Konfiguration des Syncraniums der Plattfische sind oben bereits charakterisiert worden. Der besondere und für die Funktionsspezifität entscheidende strukturelle Zug am Syncranium der Scholle ist aber der schräg laterad von der Medianen zur Blindseite hin abweichende Verlauf der Mesethmoidalkante. Das Mesethmoid ist ziemlich symmetrisch gebaut, liegt aber derart zwischen den beiden sehr unterschiedlichen Präfrontalia, daß seine mittlere Kante bei auf dem Substrat ruhendem Fisch im Winkel rostrad bodenwärts von der Mediane abweicht (Abb. 1, 13: Mk). Hierdurch kann der Rostralknorpel in besonderen mechanischen Zusammenhängen rostrad und zugleich zur Blindseite hin verlagert

werden. Gerade mit dieser Verlagerungsmöglichkeit zur Blindseite übernimmt aber der Rostralknorpel eine wichtige Funktion für die — von der Seitenlage des Fisches erforderte — besondere Aktivierung der Prämaxillaria beim Nahrungserwerb; denn die Prämaxillaria sind an dem Rostralknorpel durch Bänder befestigt und werden mit dessen Verschiebung entlang der Mesethmoidalkante ebenfalls rostrad-laterad zur Blindseite hin verschoben (Abb. 14, 15).

1. Der Oberkiefer

Die Aktivierung der beiden Prämaxillaria geht aus von dem Zug des Musculus sternohyoideus, der mit der Absenkung des Unterkiefers und der daran gekoppelten Ausschwenkung der Suspensorien über verschiedene Ligamenta, die Palatin-Pterygoidspange und die Maxillaria lageverändernd auf die Prämaxillaria einwirkt. Die Besonderheiten, die hierbei für die Scholle kennzeich-

Abb. 9. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Suspensorium von medial — Augenseite

nend sind, beruhen wesentlich auf der augenseitig viel stärker als blindseitig vollzogenen Ausschwenkung der Suspensorien (vgl. unten S. 46, 54), auf der einschlägig verschiedenen Konfiguration der beiderseitigen Palatina (vgl. Abb. 12: Pal) und dem nur blindseitigen Vorhandensein einer festen Anbänderung des Rostralknorpels an das Neurocranium (vgl. Abb. 15, Lg R-Lac und Lg Lac-Pfr), auf

dem rostrad zur Blindseite hin gerichteten Verlauf der dorsalen Mediankante des Mesethmoids und der viel bedeutenderen Länge des blindseitigen Prämaxillare gegenüber dem der Augenseite; im Ergebnis wird hier der blindseitige Oberkieferast zur Blindseite, also gegen das Substrat hin gedrückt, von dem die Scholle ihre Nahrung aufnimmt, und diese Bewegung wird hier durch die aufliegende „Sehnenplatte" (Abb. 14, Spl) nicht behindert.

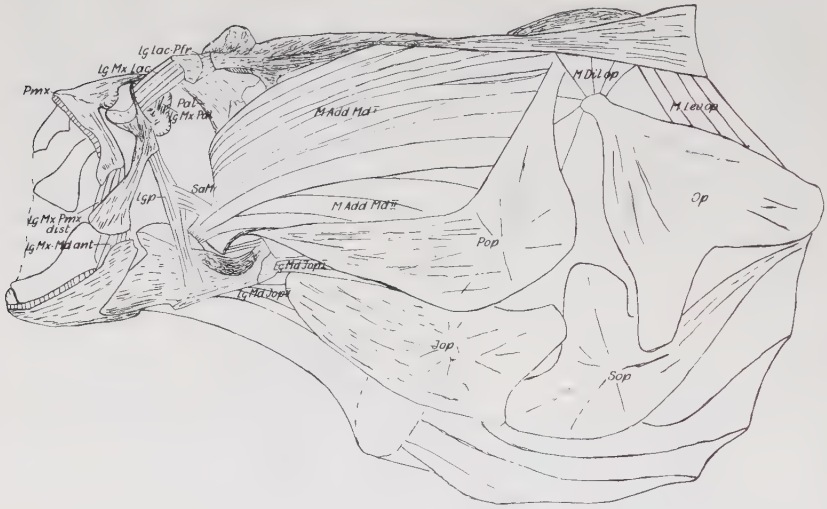

Abb. 10. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht des Syncraniums — — Blindseite —

Die Gestalt der beiderseitigen Palatina ist sehr verschieden. Das blindseitige (Abb. 3, 12: Pal) ist flach in der Ebene des Suspensoriums zusammengedrückt, während das Vorderteil des augenseitigen Palatinums (Abb. 6, 9, 12: Pal) verlängert und nach rostrolateral abgebogen ist. Wird jetzt das augenseitige Suspensorium ausgeschwenkt, so führt der abgebogene Teil seines Palatinum eine Bewegung nach dorsal medial aus, wobei der unten noch näher beschriebene Rostralknorpel zwischen diesen Teil und die Mesethmoidalkante eingeklemmt (Abb. 15) und an dieser entlang — entsprechend ihrem Verlauf (Abb. 1, 13: Mk) — nach vorne sowie zur Blindseite hinübergedrängt wird (vgl. Abb. 6 und 15); später noch zu beschreibende Bänder sorgen dafür, daß er nicht nach oben ausweicht. Bei dieser Bewegung aber schiebt der Rostralknorpel die vorn an ihm befestigten Prämaxillaria rostrad und zur Blindseite d. h. zum Substrat hinüber.

Im Zusammenhang mit dieser Bewegung führen die Einzelteile des Oberkiefer-Apparates noch spezielle Bewegungen aus. Zu ihrem Verständnis ist es vorteilhaft, die Morphologie der einzelnen Teile kurz zu beschreiben: Der bei der Scholle ebenfalls rübenförmige Rostralknorpel ist — anstelle der oben beschriebenen ventralen Einkerbung — blindseitig mit einer tiefen Delle versehen, welche seitlich auf die Kante des Mesethmoid gepaßt ist, so daß der Knorpel, der dem Schädel nur locker aufliegt, an der Mesethmoidalkante entlang für seine kurz zuvor geschilderte Bewegung eine feste Führung erfährt. Von der Dorsalseite des Rostralknorpels entspringen

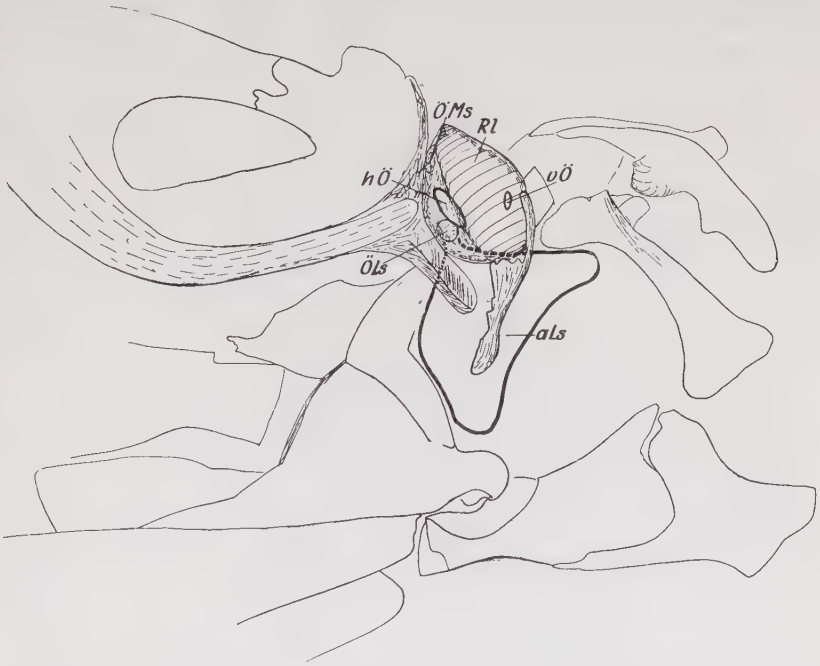

Abb. 11. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lageskizze der augenseitigen Nasenhöhle sowie Ausdehnung und Lage des augenseitigen accessorischen Lateralsackes.

zwei Bänder. Eines zieht zum blindseitigen Lacrymale, wogegen das andere am augenseitigen Palatinum befestigt ist (Abb. 15; Lg pal — R, Lg R — lac). Dieser Unterschied ist von großer funktioneller Bedeutung für die zur Blindseite hin erfolgende Verschiebung der zum Nahrungserwerb aktivierten Praemaxillaria. Auf den im funktionellen Zusammenhang mit den Bewegungen des Maxillarapparates ebenfalls sehr wichtigen, rostrad zur Blindseite hin ab-

weichenden Verlauf der Mesethmoidalkante wurde bereits oben hingewiesen; am rostralen Drittel des Knorpels sind auf der Oberseite die Prämaxillaria, auf der Unterseite die Maxillaria mit sehr kurzen elastischen Fasern befestigt (Abb. 17: Lg Mx — R). Am Maxillare kann man Gelenk und Stiel unterscheiden. Das Gelenk sitzt dem Stiel auf, es hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem trichterförmigen Hut eines kleinen Pilzes, dessen Rand rundherum nicht gleich hoch, sondern rostral etwas niedriger ist, wobei der hintere Teil der Eindellung den Knorpel rostral teilweise umfaßt. Das Gelenk des augenseitigen Maxillare ist etwas flacher, wodurch ihm, im Zusammenhang mit seiner gesamten Bänderung (siehe unten), eine größere Beweglichkeit ermöglicht wird (vgl. auch Abb. 25, 26).

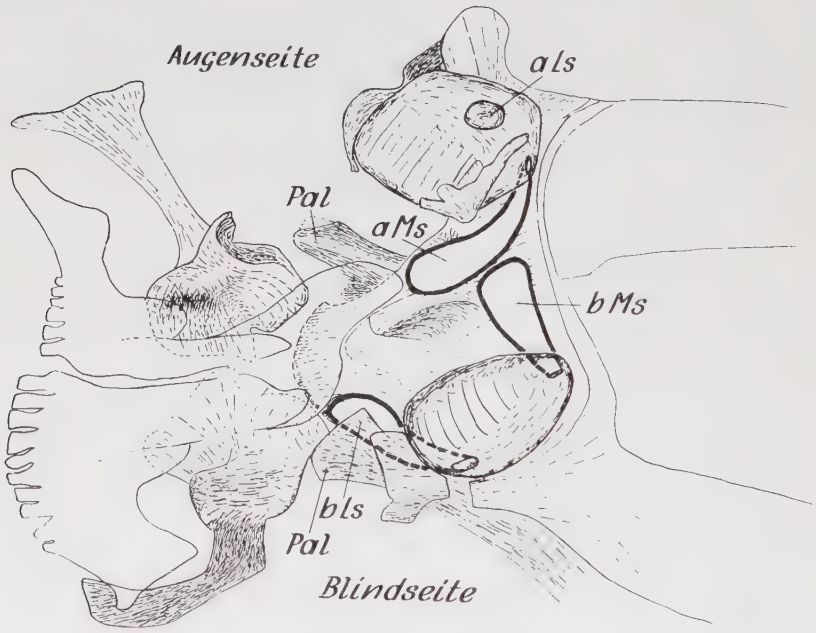

Abb. 12. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lageskizze beider Nasenhöhlen sowie der accessorischen Säcke — Dorsalansicht —

Von den Prämaxillaria ist das blindseitige besonders groß und stark bezahnt (Abb. 14, 15, 17 : r Pmx; l Pmx; 24). Die Prämaxillaria bilden die Abstützung des vorderen Mundrandes (über die Zähne ist an anderer Stelle näheres auszuführen). Medial trägt jedes Prä-

maxillare einen flachen, caudal gerichteten Fortsatz, durch welchen es mit dem Rostralknorpel verbunden ist (Abb. 15). An diesen Caudalfortsätzen sind die Prämaxillaria auch miteinander bindegewebig verbunden. Ein zwischen der Zahnkante und dem Fortsatz befindlicher Gelenkknopf spielt bei der noch zu schildernden Bewegung der Prämaxillaria eine Rolle (Abb. 24). Er trägt eine knorpelige Zwischenscheibe zur Articulation mit dem Maxillare und liegt bei geschlossenem Maul in der Eindellung des Maxillargelenks (Abb. 17, 18). Maxillare und Prämaxillare sind durch zwei Bänder miteinander verbunden. Das eine zieht von der Medialkante der Delle des Maxillare zum Caudalfortsatz des Prämaxillare (Abb. 17: Lg Mx-Pmx prox), das andere zieht seitlich vom distalen Rand des Prämaxillare zur Vorderkante des Maxillarstiels (Abb. 4, 7, 10: Lg Mx-Pmx dist). Abgesehen von diesen internen Bändern ist der Maxillarapparat durch zwei Bänder, das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (Abb. 4, 7, 10: Lg Mx-Md ant) und das Ligamentum primordiale (Abb. 4, 7: Lg p) mit dem Unterkiefer verbunden. Mit den Palatina verbinden ihn die Ligamenta palatino-maxillaria (Abb. 4, 7, 15: Lg Mx-Pal). Ein starkes Band zieht vom Maxillare der Blindseite zum zugehörigen Lacrymale, das seinerseits durch kurze elastische Fasern unnachgiebig am Präfrontale befestigt ist (Abb. 4, 10, 14, 15: Lg-Mx-Lac).

Diese Besonderheit ist von größter funktioneller Bedeutung für die Verschiebung zur Blindseite hin, die die Prämaxillaria bei der Aktivierung des Oberkiefer-Apparates für den Nahrungserwerb erfahren. Auf der Augenseite steht das Band zwischen Maxillare und Lacrymale im funktionellen Zusammenhang mit dem lateralen Nasalsack und soll daher weiter unten im Zusammenhang mit diesem geschildert werden (Abb. 7: Lg Mx-Lac).

Bei der Absenkung des Unterkiefers wird das distale Ende des Maxillarstieles durch das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius nach vorne geführt. Während dieser Bewegung wird durch eine Sehnenplatte, die sich von der Dorsalkante des Mesethmoid bis zur vorderen Lateralkante der Maxillargelenke erstreckt (Abb. 14: Spl), der vordere flache Rand des Maxillargelenks angehoben. Die Befestigung des Maxillare am Knorpel (Abb. 17: Lg Mx-R) dient dabei als Drehpunkt. Gleichzeitig wirkt dabei auf die Maxillaria noch ein Zug, der sie um ihre Längsachse mit der Rostralkante des Stiels nach außen dreht. Dieser Zug wird ausgeübt jeweils durch das Ligamentum palatino-maxillare auf der Augenseite

und das Ligamentum maxillo-lacrymale auf der Blindseite, welche an der vorderen Lateralkante des Maxillargelenks ansetzen. Hinzu kommt, daß das Ligamentum primordiale nicht direkt auf der Caudalkante des Maxillarstiels, sondern etwas lateral außen an-

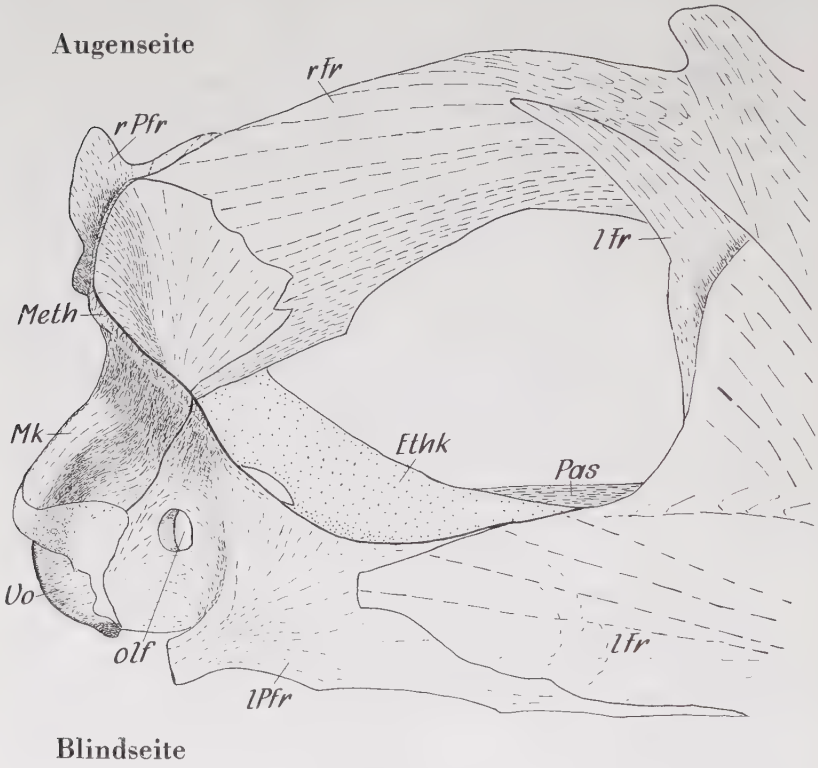

Abb. 13. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Morphologische Dorsalansicht der Ethmoidalregion.

setzt; bei seiner ventrad-caudad gerichteten Zugwirkung unterstützt es dadurch den erwähnten Effekt. Bei dieser seitlichen Drehung der Maxillaria drücken die Medialkanten ihrer Gelenkteile gegen die bereits erwähnten Gelenkköpfe der Prämaxillaria. Da ihnen auf Grund der Bänderung der Prämaxillaria keine anderen mechanischen Möglichkeiten freistehen, können sie nicht zur Seite, sondern nur nach vorn oben ausweichen und zwar soweit, bis bei dem dadurch nach rostral resultierenden Zug der Zahnkanten die Ligamenta maxillo-prämaxillaria distalia gespannt werden (Abb. 4, 7, 15, 17).

Die beschriebene Lateraldrehung der Maxillaria wird gebremst von je einem speziellen Band, dem oben erwähnten Ligamentum maxillo-prämaxillare proximale, das von der Medialkante des Maxillargelenks zum Caudalfortsatz des Prämaxillare zieht (Abb. 17).

Die geschilderten Rostradbewegungen von Maxillare und Prämaxillare sind aber auf der Augenseite ungleich ausgiebiger als auf der Blindseite. Auf dieser ist aus mehreren Gründen die Drehung des Maxillare, sowie die Vorstülpung des Prämaxillare nur sehr gering. Sie werden hier verhindert durch das sehr kurze und feste Ligamentum maxillo-prämaxillare distale. Infolgedessen ist das zugehörige Ligamentum maxillo-prämaxillare proximale auch bei maximal geöffnetem Maul nicht angespannt (Abb. 17).

Abb. 14. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul.

Am Zustandekommen dieser seitlichen Abweichungen sind mehrere weitere Bänder beteiligt: das blindseitige Ligamentum maxillolacrymale hält das blindseitige Maxillargelenk fest und hindert es am Vorgleiten, und das blindseitige Ligamentum rostro-lacrymale

wirkt in ähnlicher Weise, indem es den Maxillarapparat nur einen Bogen zur Blindseite hin beschreiben läßt (vgl. Abb. 14, 15). Denn das blindseitige Lacrymale, zu dem diese Bänder führen, nimmt — weil mit dem Präfrontale fest verbunden — an den Bewegungen der viscerocranialen Elemente nicht teil, die zur Vorstülpung der Prämaxillaria beitragen.

Die Ausstülpung der Prämaxillaria, die im wesentlichen mit der Ausschwenkung der Suspensorien über die davon bewirkte Schub- und Drehbewegung des augenseitigen Palatinums zustande kommt, verläuft also, wie bereits oben angedeutet, nicht direkt nach vorn, sondern seitlich zur Blindseite hin.

Die beschriebene Verschiebung der Prämaxillaria zur Blindseite hin, ist in erster Linie abhängig von dem rostrad-mediad gerichteten Druck des augenseitigen Palatinum auf den Rostralknorpel, wie er oben im zweiten Abschnitt dieses Kapitels beschrieben worden ist. Der vorwiegend horizontale Verlauf aller Bänder, die an der Führung des Rostralknorpels und der Prämaxillaria zur Blindseite hin beteiligt sind, weist darauf hin, daß der ganze Apparat mit seiner Bänderung auf diesen Impuls eingerichtet ist. Eine Ausstülpung der Prämaxillaria durch den ventral gerichteten Zug des Ligamentum primordiale, wie sie van Dobben für *Perca* und für das vorliegende Objekt angibt, ist hier auch vorhanden, jedoch von geringerer Wirkung. Insbesondere kann auf diese Weise nicht der für die geschilderten Abläufe notwendige Druck des Maxillarapparates nach vorn und zur Blindseite hin erzeugt werden. Der Zug des Ligamentum primordiale sorgt jedoch vor allem dafür, daß der Rostralknorpel und mit ihm der Maxillarapparat bei allen Bewegungen fest gegen die zur Blindseite hin gebogene Mesethmoidalkante gedrückt bleibt und auf ihr durch den Schub des augenseitigen Palatin-Kopfes und vermittels der geschilderten Bänderkonfiguration zur Blindseite hin gleiten kann. Diese Verschiebung des Oberkiefer-Apparates zur Blindseite hin wird bei der Scholle durch die „Sehnenplatte" nicht verhindert; denn die „Sehnenplatte" (Abb. 14: Spl) ist hier — von oben gesehen — dreieckig und am Mesethmoid gleichsam nur in einem, außerdem asymmetrisch zur Blindseite hin verschobenen Punkte befestigt, um den als Drehpunkt sie mit ihrer rostralen Breitseite zur Blindseite hin verschoben werden kann.

Die Einstülpung des Maxillarapparates wird im wesentlichen von dem nur auf der Augenseite vorhandenen Ligamentum palatinorostrale (Abb. 15: Lg pal-R) bewerkstelligt, welches durch die beim

Einschwenken des augenseitigen Suspensoriums erfolgende Lateradcaudadbewegung des zugehörigen rostralen Palatinendes den Rostralknorpel und mit ihm die Prämaxillaria in die Ruhelage zurückzieht. Das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius wirkt insofern dabei mit, daß es das distale Ende des Maxillare nach caudal führt. Für das Zurückdrehen der Maxillaria um ihre Längsachse beim Maulschluß besitzen viele Percoiden eine besondere, vom Musculus adductor mandibulae entspringende und am vorderen Ende der

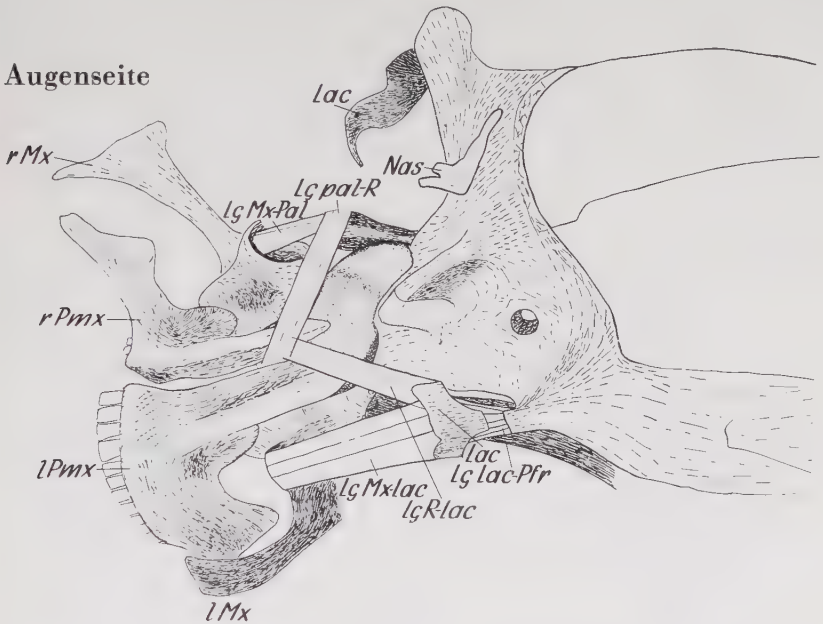

Abb. 15. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul — Sehnenplatte entfernt —

Medialkante des Maxillargelenks ansetzende Sehne. Bei der Scholle fehlt diese Sehne; alle drei Portionen des M. adductor mandibulae laufen in eine Sehne zusammen, die in üblicher Weise auf der Medialseite des Articulare befestigt ist und von der eine Portion an das Ligamentum primordiale tritt (Abb. 4, 7, 8: Sa M). Weitere sehnige Verbindungen zwischen M. adductor mandibulae und Maxillare, wie sie insbesondere van Dobben beschreibt, konnten nicht gefunden werden. Die Zurückdrehung der Maxillaria verläuft hier folgendermaßen: Wenn das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius das craniodistale Ende des Maxillarstiels caudad zieht, senkt sich der vordere Teil des Maxillargelenks, wobei die Befestigung

des Maxillare am Knorpel der Drehpunkt ist, dabei wird das Ligamentum maxillo-prämaxillare proximale stark gespannt und muß die Innenkante des Maxillargelenks mediad drehen.

2. Der Unterkiefer

Besonderheiten in der Aktivierung des Nahrungserwerbsapparates werden bei der Scholle, die auf der Seite liegt und ihre Nahrung vom Boden her aufnimmt, nicht nur für den Oberkiefer, die Prämaxillaria, sondern auch für den Unterkiefer erforderlich. Sie werden ermöglicht dadurch, daß hier die blindseitigen Äste des Ober- und Unterkiefers beträchtlich länger sind als die jeweiligen augenseitigen Kieferäste, und durch die anschließend zu schildernden Spezialisationen der Bewegungsapparatur, die die Kiefer aktiviert. Die Gesamtheit dieser Einrichtungen läuft darauf hinaus, bevorzugend und fast ausschließlich die blindseitigen Kieferäste für den Nahrungserwerb auszustatten und in Anspruch zu nehmen.

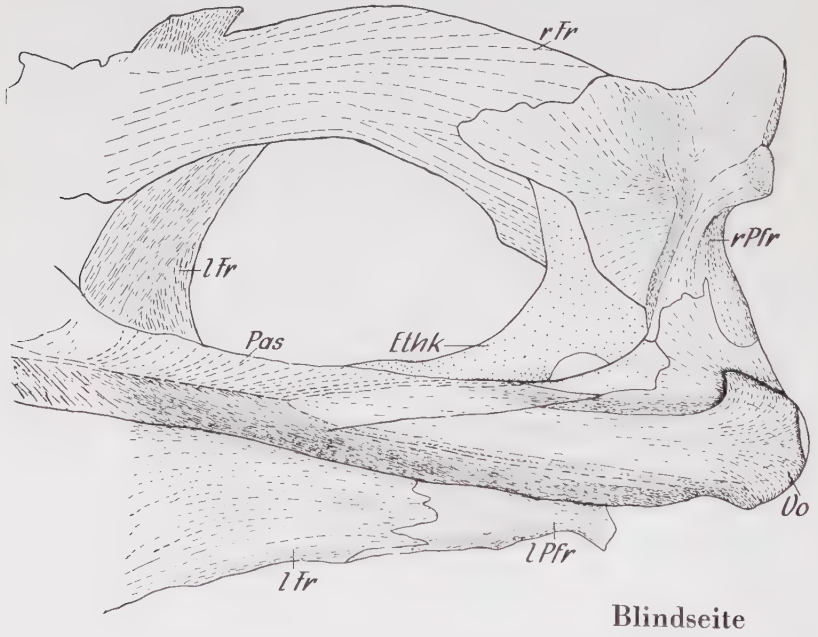

Abb. 16. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Ventralansicht der Ethmoidalregion —

Von den drei Knochenelementen des Unterkiefers, dem bezahnten Dentale, dem Articulare mit dem Kiefergelenk, sowie dem winzigen, hinten und unten am Articulare sitzenden Angulare, sind

die Dentalia bei der Scholle sehr unterschiedlich; das blindseitige ist länger, stark gebogen und weit stärker bezahnt als das augenseitige. Die mit der Spitze in den Dentalia steckenden Articularia tragen dorsal vor dem Gelenk einen Knorpel (Abb. 4, 7). Das blindseitige Articulare ist ebenfalls länger als das augenseitige. So ist der ganze blindseitige Unterkieferast länger als der gerade und nur spärlich bezahnte augenseitige Ast (Abb. 3, 6, 22: a Md, bMd).

Mit zunehmender Größe des Tieres verschiebt sich dieses Verhältnis weiter zu Ungunsten des augenseitigen Astes, wie aus den beigefügten Zahlen hervorgeht:

1. Länge der augenseitigen Mandibula: 1,9 cm
   Länge der blindseitigen Mandibula: 2,1 cm
2. Länge der augenseitigen Mandibula: 2,6 cm
   Länge der blindseitigen Mandibula: 3,1 cm.

Wenn sich der Unterkiefer der Scholle um eine durch ihre beiden Quadrato-Mandibulargelenke gelegte Achse absenkt, müssen einmal wegen der Schiefheit dieser Achse zur Transversalebene des Schädels sich noch besondere Anforderungen an die Spielraumfreiheit der Unterkiefergelenke ergeben. Zum zweiten aber würde eine durch die beiden Unterkieferäste gedachte Ebene, die in der Ruhelage des Unterkiefers und des Fisches auf dem Substrat senkrecht stünde, bei Absenkung des Unterkiefers mit ihrer — im Sinne des Fisches — dorsalen Seite gegen das Substrat gekippt werden, und zwar ebenfalls wegen der zur Ebene des Substrates schiefen Stellung der durch die beiderseitigen Kiefergelenke gelegten Achse bei kürzerem augenseitigen Unterkieferast (Abb. 23).

Diese Kippung der durch die Unterkieferäste gedachten Ebene gegen das Substrat ist, zusammen mit der größeren Länge des blindseitigen Unterkieferastes und dessen viel stärkerer Bezahnung, zweifellos günstig für die Funktion nur des blindseitigen Unterkieferastes bei der Nahrungsaufnahme vom Substrat her. Aber diese für die Scholle unter deren Voraussetzungen positiven Faktoren würden ohne dazukommende Weiterungen in ihrer Wirksamkeit beeinträchtigt oder aufgehoben werden: Denn das augenseitige Kiefergelenk steht zwar in der (morphologischen) Horizontalen des Fisches asymmetrisch so weit vor dem blindseitigen Kiefergelenk (Abb. 18), daß die geringere Länge des augenseitigen Unterkieferastes für die Ruhelage ausgeglichen wird und die Unterkiefersymphyse dann „normal“ etwa in der (morphologischen) Medianen des Fisches liegt;

aber in der (morphologischen) Vertikalen des Fisches liegen die beiderseitigen Unterkiefergelenke — wenn auch nicht in der gleichen Transversalebene — so doch in der gleichen Frontalebene, d. h. auf gleicher Höhe. Daher muß der kürzere, augenseitige Unterkieferast, je weiter bei der Maulöffnung der Unterkiefer aus seiner Ruhelage abgesenkt wird und je mehr er sich dabei der Vertikalen nähert, eben wegen seiner geringen Länge die Symphyse nach der

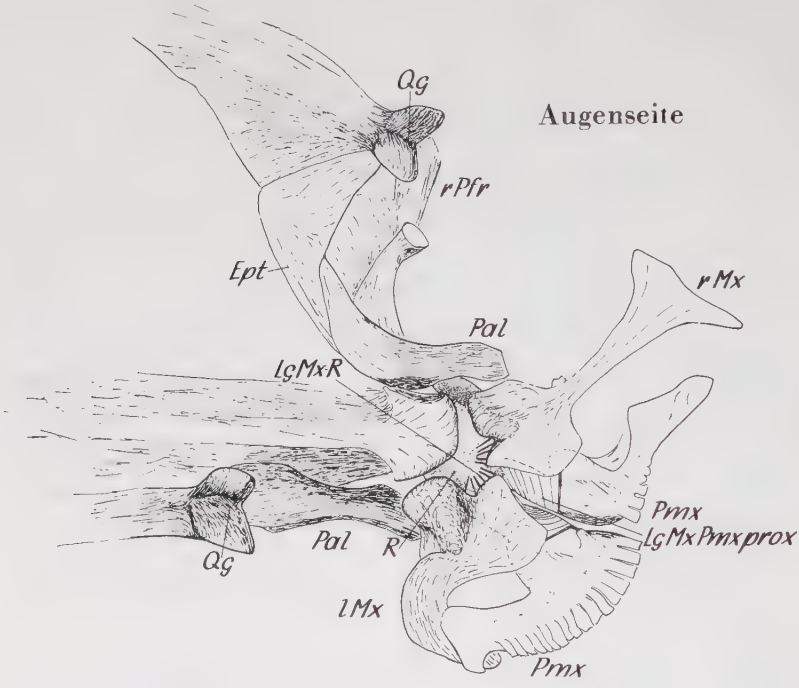

Abb. 17. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Ventralansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul

Augenseite herüber- und heraufziehen. Das würde aber bedeuten, daß der längere blindseitige Unterkieferast in einer für den speziellen Nahrungserwerb der Scholle ungünstigen Weise beim Öffnen des Maules, beim Absenken des Unterkiefers sich vom Substrat entfernt (Abb. 23b, vergl. auch 18). Hinzu kommt, daß die Beweglichkeit der Suspensorien sehr unterschiedlich ist. Während das der Blindseite, durch die feste Anbänderung des zugehörigen Palatinum am Vomer, sicherlich im Zusammenhang mit der Lage des Fisches am Boden (vgl. die geringe Entwicklung des blindseitigen Musculus

levator arcus palatini), in der Möglichkeit lateralen Ausschwenkens stark behindert ist, ist das augenseitige Suspensorium besonders weit lateral ausschwenkbar. Auch bei der Bewegung der Suspensorien wird also der Unterkiefer zur Augenseite hinübergezogen. Die tatsächlich zu beobachtende Bewegung besteht jedoch in einer deutlichen Wendung des Unterkiefers zur Blindseite hin; dabei ist festzustellen, daß die augenseitige Mandibula mit ihrer Spitze sehr weit nach medial geführt wird, während die blindseitige Kieferspitze sich um ein geringes nach lateral bewegt: Der blindseitige Unterkieferast wird also gerade bei der Absenkung des Unterkiefers gegen das Substrat gedrückt, von dem die Scholle ihre Nahrung aufnimmt (Abb. 22). Diese Beobachtungen stehen im Widerspruch zu den Erwartungen, die sich für das Verhalten des Unterkiefers bei dessen Absenkung aus den bisher geschilderten Befunden ergaben.

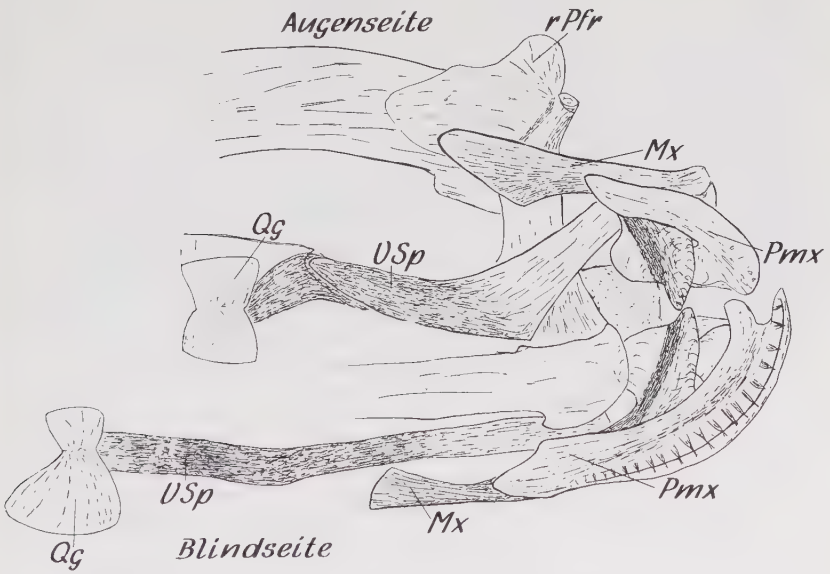

Abb. 18. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Ventralansicht des Oberkieferapparates bei geschlossenem Maul.

Die augenseitige Mandibula führt bei der Absenkung des Unterkiefers im wesentlichen die von P e t e r s e n und H ö l l e r für ihre Objekte beschriebenen Bewegungen aus. Eine genauere Untersuchung des Gelenks zeigte jedoch, daß der caudale Processus ascen-

dens des Articulare auch bei maximal geöffnetem Maul keinen Kontakt mit dem Quadratum bekommt (Abb. 19, 20); es ist daraus zu folgern, daß die von Petersen (1914) u. a. beschriebene „partielle Zwangsläufigkeit" (vgl. oben) für dieses Gelenk bei der Scholle offenbar nicht besteht. An der erwähnten funktionell so wichtigen Laterad-Verschiebung der Unterkiefersymphyse sind die Quadrato-Mandibulargelenke jedenfalls ganz unbeteiligt. Jene Bewegung des zum Nahrungserwerb aktivierten Unterkiefers mit seiner Symphyse laterad zur Blindseite hin, kommt tatsächlich zustande durch einen

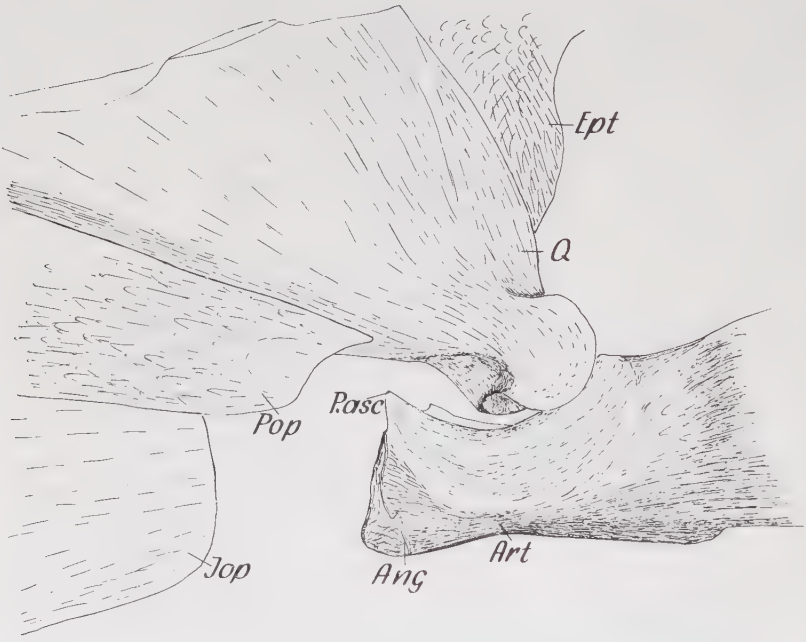

Abb. 19. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht des augenseitigen Quadrato-Mandibulargelenks bei abgesenktem Unterkiefer.

nahe der Vorderspitze des augenseitigen Mandibelastes angreifenden, caudad gerichteten Zug. Denn die Scholle hat, bezeichnenderweise nur auf der Augenseite, ein starkes Band, welches vom Vorderende des Dentale am Unterkiefer entlang zur Ventralkante des Interoperculare zieht (Abb. 22: Lg DJ). Es sind auf der Blindseite zwei Ligamenta mandibulo-interopercularia zu finden, auf der Augenseite nur eins (Abb. 10, 21, 25: Lg Md-Jop); es wird die Frage

offengelassen, ob das eben geschilderte Ligament zwischen Interoperculare und dem Rostralteil des Dentale auf der Augenseite dem unteren Ligamentum mandibulo-interoperculare der Blindseite homolog ist. Außerdem befindet sich auf der Augenseite ein Band, dessen vordere Insertionen weiter caudal und dessen hintere weiter rostral, sonst an den gleichen Stellen wie die des vorhergenannten liegen; es ist mit der nach Entfernen der inneren Mundschleim- und der äußeren Körperhaut verbleibenden Mundbodenhaut verwachsen und mag eine Differenzierung dieser selbst darstellen (Abb. 22: Lg II).

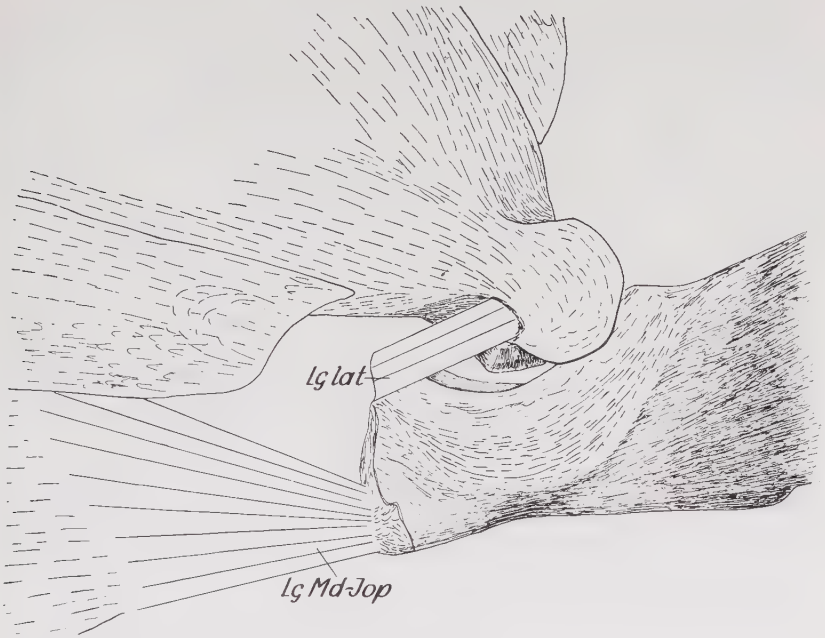

Abb. 20. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — wie Abb. 19 mit den zugehörigen äußeren Bändern.

Es ist hier anzufügen, daß bei der Scholle durch das Retrahieren des Hyoidbogens und Ausschwenken der Suspensorien die Haut des Mundbodens gespannt wird, wobei die Interopercularia mit ihrer Ventralkante nach medial kippen (Abb. 22). Wenn sie jetzt durch den Zug des M. sternohyoideus, der über die Hyoidknochen auf die caudal an diese angebänderten Interopercularia wirkt, caudad gezogen werden, üben sie durch die Ligamenta mandibulo-interopercularia einen Zug auf die Unterkieferäste aus, der diese absenkt.

Gleichzeitig aber wird durch die hier erstmalig beschriebene, nur augenseitige Bänderverbindung zwischen der Ventralkante des Interoperculare und der rostralen Hälfte des Dentale ein starker Zug caudad-mediad auf die Spitze des augenseitigen Unterkieferastes ausgeübt. Dieser Zug ist um so wirksamer, als das Interoperculare bei dieser Beanspruchung mit seiner Ventralkante, wie beschrieben, mediad einkippt, und er drückt den augenseitigen Unterkieferast und damit die Unterkiefersymphyse zur Blindseite hinüber, so daß also im Ergebnis der blindseitige Unterkieferast in einer funktionell — für den Nahrungserwerb der Scholle vom Substrat her — günstigen Weise auf das Substrat gedrückt wird.

Die geschilderte, so sonderbar bewirkte Verschiebung der Unterkiefersymphyse und des blindseitigen Unterkieferastes zur Blindseite hinüber, d. h. zum Substrat hin, muß sich aber in einem caudad gerichteten Schube auswirken, den der blindseitige Unterkieferast erfährt. Dies wird ohne weiteres deutlich, wenn wir uns den gesamten Unterkiefer als ein Dreieck vergegenwärtigen (Abb. 23 a), das mit zweien seiner Ecken in den Quadrato-Mandibulargelenken festliegt, während die dritte — die Unterkiefersymphyse — auf die geschilderte Weise in der Ebene der Dreiecksfläche seitwärts verschoben wird: Dies muß bei — wie hier gegeben — starren, von der verschobenen Ecke des Dreiecks ausgehenden Seitenkanten zum Schube auf mindestens eine der beiden anderen Ecken des Dreiecks führen, hier also auf das Quadratomandibulargelenk der Blindseite des Fisches. Dieses muß dem von der blindseitigen Mandibula ausgeübten Druck in caudaler Richtung nachgeben können, soll die beschriebene Kieferverschiebung zum Substrat hin überhaupt stattfinden und nicht blockiert werden. Das blindseitige Kiefergelenk ist also noch ganz speziellen Anforderungen an seine Spielraumfreiheiten ausgesetzt, und es ist ihnen, wie die Analyse zeigt, gewachsen. Die Quadratomandibulargelenke beider Seiten sind nämlich verschieden. Beide sind, wie erwähnt, Sattelgelenke. Gegen den caudalen Zug der Ligamenta interoperculomandibularia wirken an jedem Gelenk zwei Bänder. Das eine zieht vom Processus ascendens des Articulare zur Hinterseite des Quadratgelenks (Ligamentum laterale nach P e t e r s e n; Abb. 20, 21: Lg lat), das andere sehr breite geht medial vom Quadratgelenk senkrecht hinunter zum Rand des Articulargelenks (Ligamentum internum nach P e t e r s e n). Lateral werden die Gelenke nur durch die äußere Körperhaut befestigt. Die Gelenkfläche des Arti-

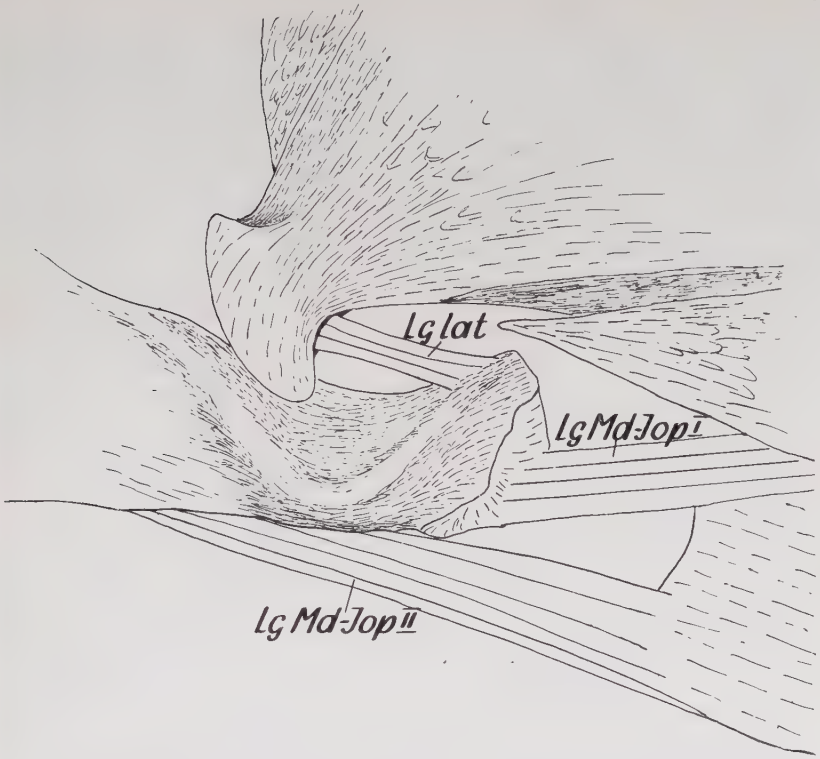

Abb. 21. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Lateralansicht des blindseitigen Qudrato-Mandibulargelenks bei abgesenktem Unterkiefer, mit den zugehörigen äußeren Bändern.

culare auf der Augenseite ist sattelartig, kurz und stärker eingesenkt. Die äußere und innere Facette des Quadratgelenks sind etwa gleich groß, die Bänder — besonders das Ligamentum laterale — kurz, so daß, wenn man die Ansätze der Ligamenta mandibulointeropercularia berücksichtigt, bei deren caudad gerichtetem Zug nur die oben erläuterten Drehbewegungen stattfinden, die articulierenden Elemente aber, wie normal, sich in der Längsrichtung des Tieres nicht merklich gegeneinander verschieben. Die Gelenkpfanne am Articulare der Blindseite ist ebenfalls von vorn nach hinten eingesenkt; diese Einsenkung aber ist flach und sehr langgestreckt (Abb. 21). Der Processus ascendens ist sehr niedrig und die laterale Facette des Quadratgelenks sehr groß und flach. Das Ligamentum laterale ist um ein Mehrfaches länger als auf der Augenseite, die Ligamenta mandibulo-interopercularia setzen beide ventrocaudal am Articulare an. Alle diese Besonderheiten ermöglichen beim Senken des Unterkiefers das rückwärtige Weggleiten des Articulare auf

der Blindseite. Dieses caudad gerichtete Gleiten des blindseitigen Articulare am zugehörigen Quadratum vollzieht sich an der hier lang ausgedehnten Gelenkpfanne des Articulare, welche sich auf der breit ausgedehnten lateralen Gelenkfacette des Quadratum (Abb. 21) caudad bewegt, und im Rahmen jener Freiheit, die das hier so abnorm lange Ligamentum laterale gewährt, das schließlich bei maximaler Beanspruchung die weitere Verschiebung des Articulare nach hinten arretiert.

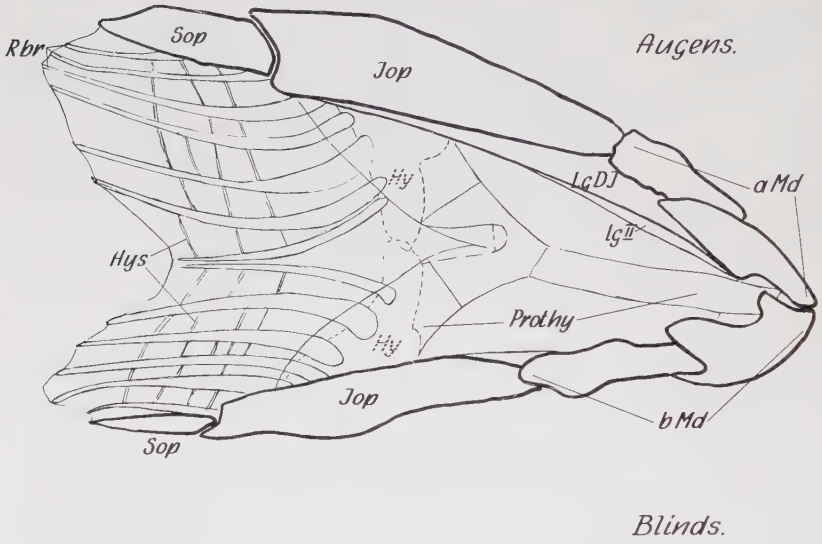

Abb. 22. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Ventralansicht des Syncraniums bei geöffnetem Maule.

Auch die Gestalt des Vorderendes des Präoperculare auf der Blindseite ist im Zusammenhang damit, daß der Processus ascendens hier beim Absenken ziemlich weit nach hinten geführt wird, in einschlägiger Weise verschieden gegenüber den entsprechenden Verhältnissen auf der Augenseite (Abb. 19, 21: Pop). Die geforderte spezielle Spielraumfreiheit des blindseitigen Quadratomandibulargelenks ist also mit der Tolerierung der durch die mechanischen Verhältnisse verlangten, sehr ausgiebigen, rostrocaudalen Bewegung des Articulare gegeben.

Die geschilderten Bewegungen ermöglicht schließlich auch die Symphyse durch charakteristische Abweichungen vom normalen morphologischen Verhalten. Sie liegt bei geschlossenem Maul nicht genau in der Mediane, sondern ist zur Augenseite hin etwas verschoben, und zwar ventral stärker, wodurch die augenseitige Mandibula die Drehung um die Längs- und die Verticalachse in Abhängigkeit von der längeren blindseitigen Mandibula und in Abhängigkeit von der augenseitig stärkeren Suspensorialschwenkung und abhängig schließlich von der geschilderten Symphysenverschiebung zur Blindseite hin, trotz der nicht — wie normalerweise — gleichsinnigen Bewegungen der blindseitigen Mandibula, durchführen kann (Abb. 22).

3. Bemerkungen über die Kieferbezahnung und den Kieferschluß

Im Zusammenhang mit ihrem speziellen Nahrungserwerb unterscheidet sich die Scholle von den anderen hier untersuchten Arten auch in der Bezahnung der Kieferelemente und durch die eigenartige Gestalt ihrer Zähne. Während, wie weiter unten beschrieben, die räuberischen Plattfische augen- und blindseitig gleichmäßig mit starken, dolchartigen (Heilbutt) oder kleinen spitzen (Steinbutt) Fangzähnen bewehrt sind, finden wir bei der Scholle auf der Augenseite meist weniger als ein halbes Dutzend Zähne von stumpf-kegelförmiger Gestalt. Die Zähne der Blindseite sehen ganz anders aus, sie stehen auffallenderweise in einer Reihe dicht nebeneinander auf dem gesamten, blindseitig ja viel längeren Zahnrand und haben im Aussehen und in der Reihung eine gewisse Ähnlichkeit mit menschlichen Schneidezähnen (vgl. Abb. 3 mit Abb. 6). Sie tragen oben eine breite scharfe Kante, welche bei den mittleren deutliche Abnutzungsspuren trägt, und sind an der Basis schmal mit langer Ansatzfläche. Sämtliche Zähne sind nicht knöchern, sondern bindegewebig, aber trotzdem ziemlich stabil am Kiefer befestigt. Sie bilden eine geschlossene, mäßig scharfe Kante. Da der Kieferapparat der Teleostier zum Abtrennen von Bissen im allgemeinen ungeeignet ist (van Dobben 1937, Hofer 1945, Günther 1953), scheint es sehr gut möglich, daß die Schollen mit dem in eben beschriebener Weise gestalteten Beißrand ihre Beute, in der Hauptsache in den Boden eingegrabene Muscheln der Gattungen *Spisula*, *Nucula*, *Mactra* (vgl. Franz 1910) aus dem Meeresgrund herausbaggern.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß die Kiefer nur auf der Blindseite fest schließen, während die augenseitigen auch bei fest

geschlossenem Maul stets beträchtlich klaffen (Abb. 6), jedoch wird durch die häutigen Anteile des Mundrandes dafür gesorgt, daß die Atmung nicht beeinträchtigt ist; und durch den geschilderten Sachverhalt wird sie wahrscheinlich in dem Sinne erleichtert und gesteuert, daß die Scholle das Atemwasser überwiegend oder ganz nur durch die augenseitigen Kieferäste hindurch, also von der physiologischen Oberseite her, in die Mundhöhle aufnimmt. In diesem Zusammenhange ist sicherlich auch die starke, nur hier vorhandene Entwicklung nur des augenseitigen M. levator arcus palatini als eines die Atmung fördernden Muskels, und dazu die asymmetrische, aus den gegebenen Verhältnissen hier nützliche, größere Bewegungsamplitude augenseitigen Suspensoriums zu verstehen.

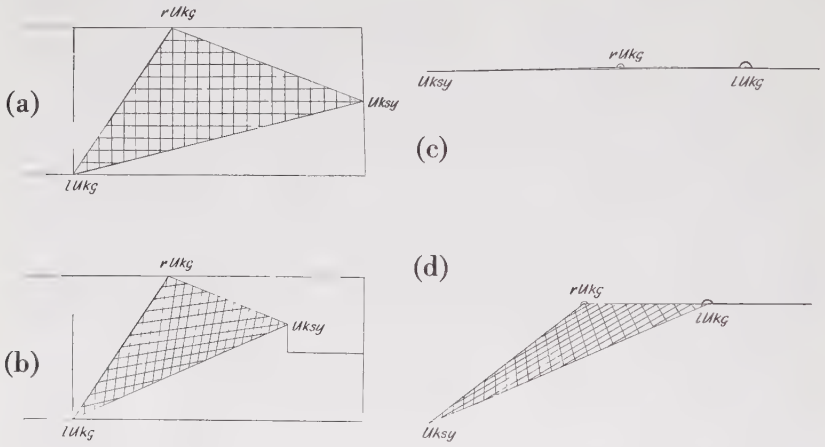

Abb. 23. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Schema zur Veranschaulichung der Verschiebung einer durch die Unterkieferäste gelegten Ebene als Folge der „schrägen" Drehachse des Unterkiefers.

a, b) Ansicht des schematisierten Unterkiefers von ventral
a) in Ruhe
b) abgesenkt

c, d) Ansicht des schematisierten Unterkiefers von der Blindseite gesehen
c) in Ruhe
d) abgesenkt.

4. Untersuchung über die Gestalt der accessorischen Nasalsäcke und ihre funktionellen Beziehungen zum Kieferapparat

Vor der Augenkante in einer Vertiefung der Präfrontalia befinden sich die Nasenhöhlen. Die augenseitige erhält ihr Volumen durch das wie eine Spante aufgestellte Lacrymale und Nasale. Auf der Blindseite ist eine derartige Aufspannung des Nasenhöhlendaches nicht erforderlich, weil infolge der asymmetrischen Ausbildung der Ethmoidalregion das Präfrontale hier bereits eine ent-

sprechende Vertiefung zeigt. Jede Nasenhöhle hat eine vordere Öffnung zum Ein- und eine hintere zum Ausströmen des Wassers. In jede Nasenhöhle mündet von medial oben hinten und lateral unten hinten ein sogenannter accessorischer Sack ein (Abb. 11, 12). Obgleich die Nasenhöhlen nicht zum Kieferapparat gehören, stehen sie doch durch diese Säcke in funktionellem Zusammenhang mit seinen Bewegungen. Die accessorischen Säcke sind mit einer sehr dünnen Haut ausgekleidete Hohlräume, die sich zwischen den einzelnen mechanischen Elementen des Maxillarapparates erstrecken und mit einer kleinen Öffnung in die Nasenhöhle münden. Sie werden durch die Kieferbewegungen passiv mitbewegt und unterstützen dadurch die Zirkulation des Wassers in der Nasenhöhle, indem sie wie Blasebälge ihr Volumen vergrößern und verkleinern. So findet hier auf ganz anderer anatomischer Grundlage als bei den Tetrapoden ein Wechsel des in der Nasenhöhle befindlichen, umgebenden Mediums auch im Zusammenhang

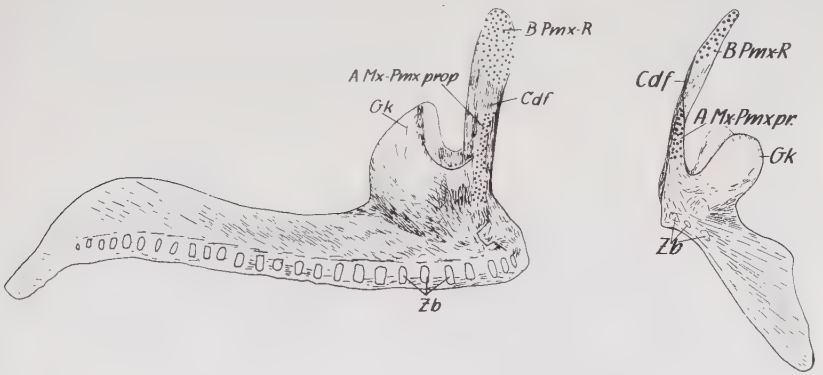

Abb. 24. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — Ventralansicht des blind- (links) und des augenseitigen (rechts) Prämaxillare — Die Zähne sind fortgelassen, um die Form der Zahnbasen zu zeigen.

mit der Atmung statt. Das Vorhandensein der Nasalsäcke bei der Scholle wird bereits von K y l e (1900) angegeben, er erwähnt sie nur am Rande, um sie mit dem zur Mundhöhle durchgängigen Nasenkanal von *Cynoglossus semilaevis* in Beziehung zu setzen; er macht bezüglich der Scholle keinerlei morphologische Angaben. C o l e und J o h n s t o n e hielten die Nasalsäcke für Schleimlieferanten und geben daher nur eine isolierte Darstellung, die außerdem von den vorliegenden Ergebnissen abweicht, jedenfalls über die Blasebalgfunktion nichts aussagt. Durch Untersuchungen am lebenden Objekt führt P i p p i n g (1926) bei *Pleuronectes flesus* und anderen Teleostiern den Beweis, daß die Ventilation des Nasenhöhlenwassers mittels der accessorischen Säcke mit der Maulbewegung unmittelbar zusammenhängt. Eine morphologische Darstellung dieser Verhältnisse im Zusammenhang mit dem Kieferapparat war für die Scholle in der Literatur nicht zu finden; für den Hering hat sie jetzt K i r c h h o f f (1958) gegeben. Bei der Scholle sind die Nasalsäcke beider Seiten verschieden. Am größten, und was die Ventilation anbetrifft, wirksamsten ist der augenseitige Lateralsack. Er erstreckt sich lateral vom Palatinum längs der vorderen Suspensorialkante und rostral bis zum Maxillare (Abb. 11). Das Ligamentum maxillo-

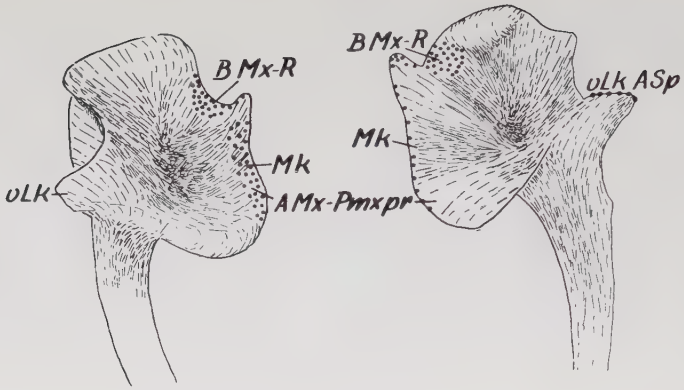

Abb. 25. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — blind- (links) und augenseitige (rechts) rostrale Gelenkpfanne der Maxillaria, von vorn (rostral) gesehen.

lacrymale der Augenseite (Abb. 7: Lg. Mx-Lac) ist — offenbar im Zusammenhang mit seiner hier andersartigen Funktion — viel zarter gebaut als das blindseitige, es ist zum Lacrymale hin fächerartig verbreitert; in Verbindung mit vom Articulare zum Lacrymale ebenfalls fächerförmig aufsteigenden elastischen Fasern (Abb. 7) bewirkt es durch seine Spannung bei der Maulöffnung eine wesentliche Unterstützung der mit den Kieferbewegungen zusammenhängenden Pumpbewegungen, die zur Füllung des augenseitigen Lateralsackes führen: Durch den kombinierten Zug der vom Maxillare und vom Articulare her gespannten Bänder auf das Lacrymale wird der augenseitige Lateralsack der Nase erweitert. Die Entleerung dieses Sackes erfolgt im Zusammenhang mit dem Maulschluß. Der augenseitige Medialsack verläuft zunächst mediad und ist nach rostral hin umgebogen; er liegt dem Mesethmoid auf und wird im Zusammenhang mit den Rostrad-Caudad-Verschiebungen des Rostralknorpels erweitert und verengert. Der blindseitige Medialsack erstreckt sich frontal bis zum augenseitigen Medialsack hin. Der blindseitige Lateralsack verläuft direkt nach vorne und liegt auffälligerweise medial vom Palatinum (Abb. 12).

Die drei zuletzt genannten Säcke sind viel kleiner und offenbar von weit geringerer Wirksamkeit als der große und mit der beschriebenen bänderigen Hilfskonstruktion ausgestattete augenseitige Lateralsack.

Beim Heilbutt entsprechen die accessorischen Nasalsäcke in Zahl, relativer Größe und Lage völlig denen der Scholle (Abb. 11, 12), die Lamellen des Riechepithels sind bei beiden Arten ebenfalls gleich gestaltet.

Dagegen ist beim Steinbutt und der Schefschnut das Riechepithel anders angeordnet, und außerdem fehlt hier der blindseitige Lateralsack.

Eine morphologische Beschreibung der Nasenhöhlen von Teleostiern, unter anderem des Heilbutts, findet sich bei Burne (1909). Der Wert morphologischer Merkmale des Riechorgans für die Systematik der Plattfische wurde von Norman (1934) erörtert.

II. Der Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus* L.)

Der Heilbutt, der als Raubfisch seine Beute im freien Wasser ergreift — nach Ehrenbaum (1936) reicht sein Nahrungsspektrum vom Sandspierling *(Ammodytes)* bis zum ausgewachsenen Kabeljau —, läßt im Sinne der „Regel vom Wirkungswinkel der Mundöffnung" (Günther 1953) keine solche Asymmetrien des Kieferapparates erwarten, wie sie die Scholle zeigt.

Der Oberkieferapparat des Heilbutts ist denn auch — verglichen mit dem der Scholle — symmetrisch. Der Oberkiefer mit insbesondere dem Rostralknorpel ist in seinen Bewegungsmöglichkeiten abhängig vom Bänderapparat, mit dem er aufgehängt ist, in seiner Bewegungsrichtung aber bestimmt durch die Gestalt der Ethmoidalkante, auf welcher der Rostralknorpel, wie oben beschrieben, entlanggleitet. Beim auf der linken Seite liegenden Heilbutt

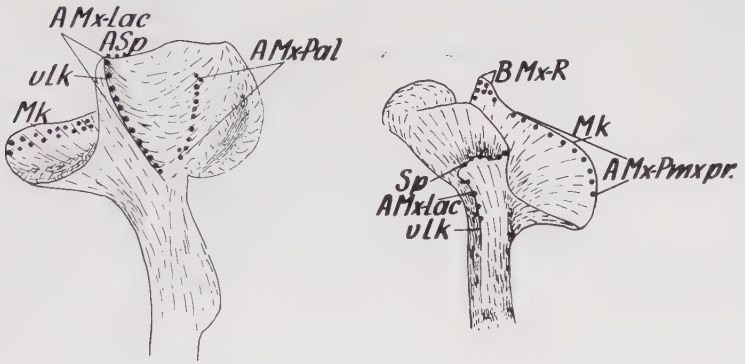

Abb. 26. Scholle *(Pleuronectes platessa)* — die rostralen Gelenkpfannen des blindseitigen (links) und des augenseitigen (rechts) Maxillare in jeweils der äußeren Seiten-(Lateral-)Ansicht.

springt diese Kante nur wenig vor und fällt nach ventral sehr steil ab (Abb. 31); daher bewegt sich der vergleichsweise hier ohnehin wenig bewegliche Rostralknorpel beim Öffnen des Maules auf der etwa median verlaufenden Ethmoidalkante, dem dabei auftretenden Zug des sehr kräftigen Ligamentum primordiale folgend, nicht rostrad, sondern ventrad. Die gesamte Beweglichkeit des Maxillarapparates ist beim Heilbutt infolge der Straffheit seiner Bänderaufhängung gering. Die Aktivierung des Oberkiefers wird hier — im

Gegensatz zu den übrigen hier besprochenen Arten — fast ausschließlich von den Bewegungen des Unterkiefers bewirkt, bei dessen Absenkung der Oberkieferapparat, — wegen des ventrad gerichteten Zuges des am Maxillarstiel caudal bzw. dorsal ansetzenden Ligamentum primordiale (Abb. 32, 35: Lgp) — mit dem Rostralknorpel auf der oben beschriebenen Mesethmoidalkante ventrad und ein wenig rostrad gleitet. Gleichzeitig wird das craniodistale Ende des Maxillarstiels durch das Ligamentum maxillo-mandibulare

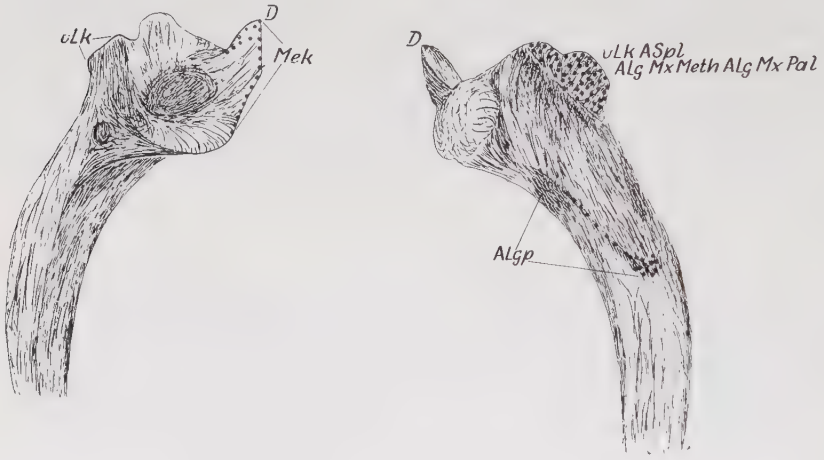

Abb. 27. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)* — die rostrale Gelenkpfanne des augenseitigen Maxillare, von vorn (rostral, links) und von hinten (caudal) gesehen (rechts).

anterius ventrad und nach vorn geführt; dabei wird der vordere flache Rand des Maxillargelenks angehoben. Die Befestigung der mit dem Gelenkteil weit nach medial gebogenen (Abb. 27) Maxillaria am Rostralknorpel, mittels der caudal in eine Spitze ausgezogenen Medialkante ihrer Gelenkpfannen, wirkt dabei als Drehpunkt. Außerdem wirkt auf die Maxillaria noch ein Zug, der sie ein wenig um ihre Längsachse mit der Ventral- bzw. Rostralkante nach außen dreht. Dieser Zug, der an der vorderen Lateralkante der maxillaren Gelenkpfanne ansetzt (Abb. 27: VLK), wird augenseitig vom Ligamentum maxillo-ethmoidale und blindseitig vom Ligamentum maxillo-lacrymale bewirkt (Abb. 34: Lg Mx-Meth, Mx-Lac). Für die Folgen dieser Bewegungen werden die Bänder wichtig, durch die Maxillare und Prämaxillare miteinander verbunden sind: das eine

zieht von der Medialkante der oben beschriebenen Gelenkpfanne des Maxillare in ähnlicher Weise wie bei der Scholle zum Caudalfortsatz des Prämaxillare (Ligamentum maxillo-prämaxillare-proximale; vgl. Abb. 17), das andere zieht seitlich vom craniodistalen Ende des Beißrandes des Prämaxillare zur Ventral- bzw. Rostralkante des Maxillarstiels (Ligamentum maxillo-prämaxillare distale; Abb. 35); bei den eben geschilderten Drehungen der Maxillargelenkpfanne drückt deren Medialkante gegen den bereits erwähnten Gelenkkopf des Prämaxillare. Da diesem auf Grund der Bänderung des Prämaxillare keine anderen Möglichkeiten freistehen, kann er nicht zur Seite hin, sondern nur nach vorn oben ausweichen, und zwar soweit, bis bei dem dadurch nach rostral resultierenden Zug der Zahnkante das Ligamentum maxillo-prämaxillare distale (Abb. 35) ge-

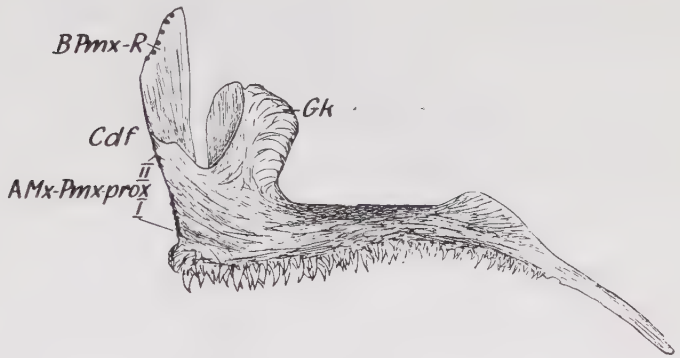

Abb. 28. Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* — blindseitiges Prämaxillare von ventral.

spannt wird. Die eben beschriebene Lateraldrehung des Maxillare um seine Längsachse ist beim Heilbutt nur gering, gewinnt aber funktionelle Bedeutung für die Scholle und für die stark abgeflachten Steinbutt und Schefschnut; sie wird gebremst von einem speziellen Band, dem bereits genannten Ligamentum-maxillo-prämaxillare proximale. Mit dem Neurocranium ist der Maxillarapparat unmittelbar durch das nur augenseitig vorhandene Ligamentum maxillomesethmoidale verbunden (Abb. 34: Lg Mx-Meth), welches von der vorderen Lateralkante des augenseitigen Maxillare zum Mesethmoid zieht; es fehlt in funktionell bezeichnender Weise der Scholle (vgl. Abb. 15). Wie bei ihr besteht aber auch für den Heilbutt auf der

Blindseite die mittelbare Verbindung zwischen dem Maxillarapparat und dem Neurocranium durch das Ligamentum maxillo-lacrymale (Abb. 34: Lg.Mx — Lac) zum Lacrymale und dessen Anbänderung an das Präfrontale. Mit den Palatina verbinden den Maxillarapparat die Ligamenta palatino-maxillaria; außerdem entspringen von der Dorsalseite des Rostralknorpels zwei Bänder, deren eines am rostralen Ende des augenseitigen Palatinum befestigt ist, während das andere in die bänderige Verbindung zwischen blindseitigem Lacrymale und Präfrontale einmündet (Abb. 34: Lg R—Pal, Lg R—Lac).

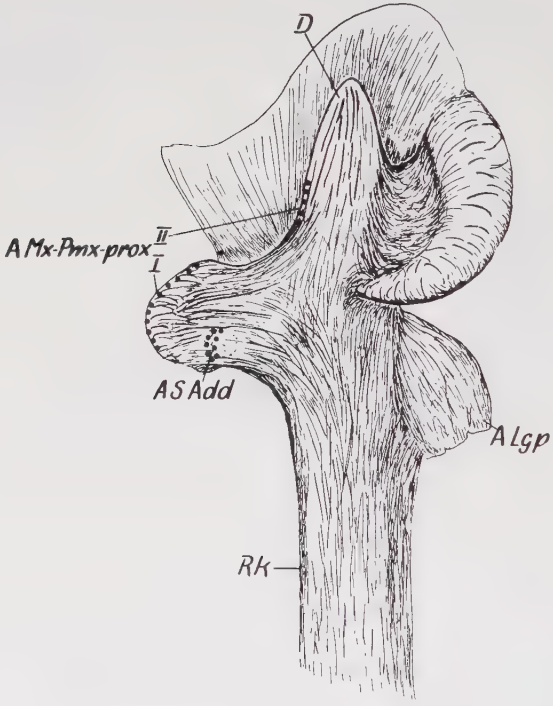

Abb. 29. Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* — blindseitiges Maxillare von medial

Auch diese Verbindungen sind völlig die gleichen, wie sie entsprechend bei der Scholle angetroffen wurden. Wenn die Aktivierung des „Oberkiefers" beim Heilbutt dennoch, und im Gegensatz zu den gleichen Verhältnissen bei der Scholle, zu einer symmetrischen Ventrad-Rostradführung und Spreizung der Praemaxillaria und Maxil-

laria führt, so beruht dies im wesentlichen auf drei, von denen der Scholle abweichenden Gegebenheiten: die dorsale Mesethmoidalkante, die die Führung für die Bewegungen des Rostralknorpels abgibt, verläuft beim Heilbutt etwa in der morphologischen Medianen, die rostralen Palatinköpfe üben bei ihm mit ihren Bewegungen überhaupt keinen — geschweige denn einen asymmetrisch verschiebenden — Druck auf den Oberkieferapparat aus, und die beim Heilbutt quer rechteckig konfigurierte „Sehnenplatte" (Abb. 33: Spl) verhindert ohnehin eine asymmetrische Verschiebung des Oberkiefer-Apparates.

Für die Rückführung des Maxillarapparates in die Ruhelage ist einmal das eben erwähnte, nur augenseitige Ligamentum palatino-rostrale wichtig, welches durch die beim Einschwenken der Suspensorien erfolgende Laterad- und Dorsadbewegung des rostralen, augenseitigen Palatinendes den Rostralknorpel und mit ihm Maxillare und Prämaxillare nach dorsad caudad in die Ruhelage zurückzieht. Das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius wirkt insofern dabei mit, als es mit der Adduktion des Unterkiefers das craniodistale Ende des Maxillare nach caudal führt. Dadurch senkt sich der vordere Teil des Maxillargelenks mit der Befestigung des Maxillare am Knorpel als Drehpunkt; dabei wird das Ligamentum maxilloprämaxillare proximale stark gespannt und muß die Innenkante der Maxillargelenkspfanne mit ihrem vorderen Ende — das hintere liegt ja am Rostralknorpel fest — mediad drehen. Diese Mediaddrehung der Medialkante würde aber zwangsläufig eine Rostralbewegung der Lateralkante der gleichen Maxillargelenkpfanne bewirken, wenn nicht von der vorderen Lateralkante der augenseitigen Maxillarpfanne ein starkes Band zum Scheitel des Mesethmoid ziehen würde (Abb. 34: Lg Mx — Meth); dieses Band wird bei der versuchten Rostradbewegung seines Ansatzpunktes am Maxillare gespannt und zieht an der vorderen Lateralkante der Gelenkpfanne des augenseitigen Maxillare den Oberkieferapparat dorsad caudad (Abb. 49) und unterstützt auf diese Weise das in seiner Wirkung hier geringe Ligamentum palatino-rostrale beim Maulschluß. Auf der Blindseite wird die gleiche Funktion vom Ligamentum maxillo-lacrymale übernommen. Außerdem rutschen bei der Drehung der Maxillaria mit der Medialkante ihres Gelenkteils nach medial, die Prämaxillaria mit ihren Gelenkköpfen wieder in die maxillare Gelenkpfanne zurück, wodurch der Beißrand des Prämaxillare gegen den Beißdruck des Dentale Rückhalt am Maxillarstiel findet. Schließlich stößt bei

der Dorsadführung des Oberkieferapparates dieser mit den Gelenken der eingeschwenkten Maxillaria an die — verglichen mit der Scholle — kräftigen und wie Balkenköpfe weit vorstehenden Rostralteile der Palatina (vgl. Abb. 32: Pal) und findet dort den Halt, den er als festes Widerlager gegen den hier nicht unbeträchtlichen Druck des Unterkiefers braucht. Der bei maximal geöffnetem Maul ganz locker aufgehängte „neue" Oberkiefer erhält also durch seine „Einrollung" und Abstützung an den Palatina im Moment des Zubeißens, des Kieferschlusses, ein festes Widerlager für die jetzt wichtig werdende Beißfunktion.

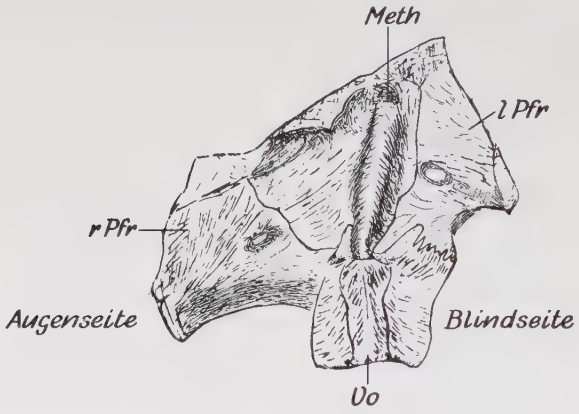

Abb. 30. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)*
Rostralansicht des Neurocraniums.

Der Unterkiefer entspricht in seiner Mechanik etwa den von mehreren Autoren für symmetrische Fische beschriebenen und eingangs geschilderten Gegebenheiten. Die Suspensorien können beiderseits etwa gleichweit, aber — verglichen mit dem Steinbutt und der Schefschnut — nur relativ geringfügig ausgeschwenkt werden: das augenseitige kann bei manchen Exemplaren lateral etwas weiter abgespreizt werden. Die beiden Unterkieferäste sind etwa gleichlang, die Sehne des Musculus adductor mandibulae setzt wie üblich auf der Innenseite des Articulare, im Vergleich zum ebenfalls räuberischen Steinbutt jedoch merklich weiter rostral an; sie ist mit der caudad zum Quadratum und Präoperculum ziehenden Sehne der intramandibularen Adductorportion fest verwachsen und an ihrem Ansatzpunkt am Artikulare mit Muskelfasern durchsetzt. Die Quadrato-Mandibulargelenke beider Seiten zeigen keine erkennbaren

Unterschiede, weder in der Gestalt, noch in ihrer Bänderung; auffällig an ihnen ist die starke Einsenkung der artikularen Gelenkpfanne und der lange, kräftige, steil nach oben strebende Processus ascendens (Abb. 35). Die Bänderung ist sehr kurz und straff. Namentlich durch das auffällige kurze Ligamentum internum ist die

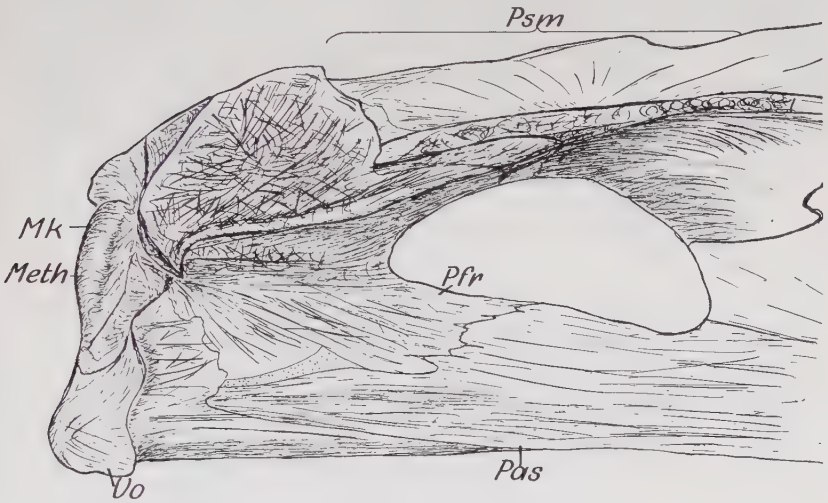

Abb. 31. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)* — Lateralansicht der Ethmoidalregion von links — Blindseite —

Luxationsfähigkeit des Gelenkes stark eingeschränkt; insbesondere bleibt durch dessen Mitwirkung die Gelenkpfanne bei allen Bewegungen fest gegen den Kopf des Quadratum gedrückt. Der Processus ascendens muß infolge des kurzen Ligamentum internum, um dessen Befestigung am Quadratum die Artikularpfanne ja einen Kreisbogen beschreibt, bei der Maulöffnung gegen die Ventralkante des Quadratum stoßen und kann erst nach der hier verhältnismäßig geringen Ausschwenkung der Suspensorien weiter dorsad außen am Quadratum vorbei geführt werden, wobei er stets im Kontakt mit dem Quadratum bleibt. Der Processus ascendens des Articulare trägt tatsächlich auf seiner Medialseite eine Gelenkfläche, wie von Petersen (1914) bei *Gadus* beschrieben: dies doppelte Gelenk beweist und unterstreicht eine Abhängigkeit des Kiefergelenks von jener partiellen Zwangsläufigkeit, die bei vielen Teleostiern das Ausschwenken der Suspensorien für ein weiteres Maulöffnen voraussetzt (Petersen 1914, Höller 1935, Kampf 1961).

Die Pfanne des Artikulargelenks der Teleostier wird meist als Sattel beschrieben; dieser Vergleich trifft hier allenfalls auf den caudalen Teil des Gelenks zu, nach rostral wird der Sattel dann sehr schief, breit und flach, die Gelenkfläche fällt in ihrem rostralen Teil nach mediad stark ab, wodurch auch bei gespreizten Unterkieferästen und ausgeschwenkten Suspensorien äußere und innere Facette des Quadratgelenks in Kontakt mit der Gelenkpfanne bleiben; durch die eben beschriebene Bänderung bleiben sie fest an die Gelenkflächen des Artikulare gepreßt. Die Wirkung des Ligamentum internum wird unterstützt durch das ebenfalls sehr kurze Ligamentum

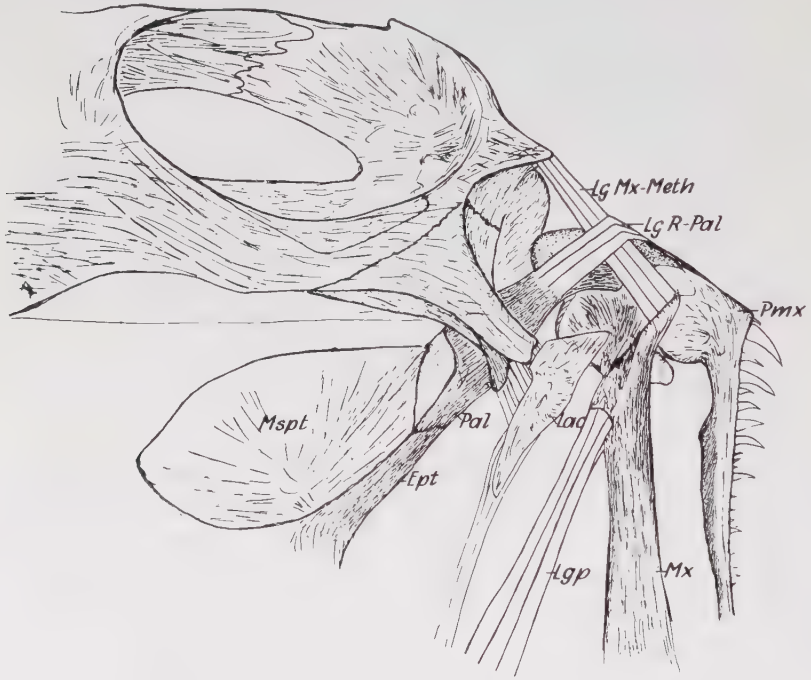

Abb. 32. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)* — Oberkieferapparat von rechts — Augenseite —

laterale. Außerdem ist noch eine bänderige Verbindung zum Rostralende des Präoperculum vorhanden. Die eben geschilderten funktionellen Eigenheiten wirken alle darauf hin, dem Gelenk eine große Festigkeit zu verleihen. Dies wird besonders deutlich, wenn man die locker gebänderten, mit funktionsbedingt anomal beträchtlicher Luxationsfreiheit ausgestatteten blindseitigen Kiefergelenke der Schollen zum Vergleich heranzieht.

Mit dem Interoperculum ist der Unterkiefer des Heilbutts jederseits durch zwei Bänder verbunden. Das eine zieht vom Angulare zum Rostralende des Interoperculare, während das andere weiter vorn am Artikulare und an der Ventralkante des Interoperculare befestigt ist (Abb. 35). Dieses untere Band hat große fuktionelle Bedeutung für die asymmetrischen Unterkieferbewegungen der Scholle, für den Heilbutt ist seine etwaige besondere Funktion undurchsichtig.

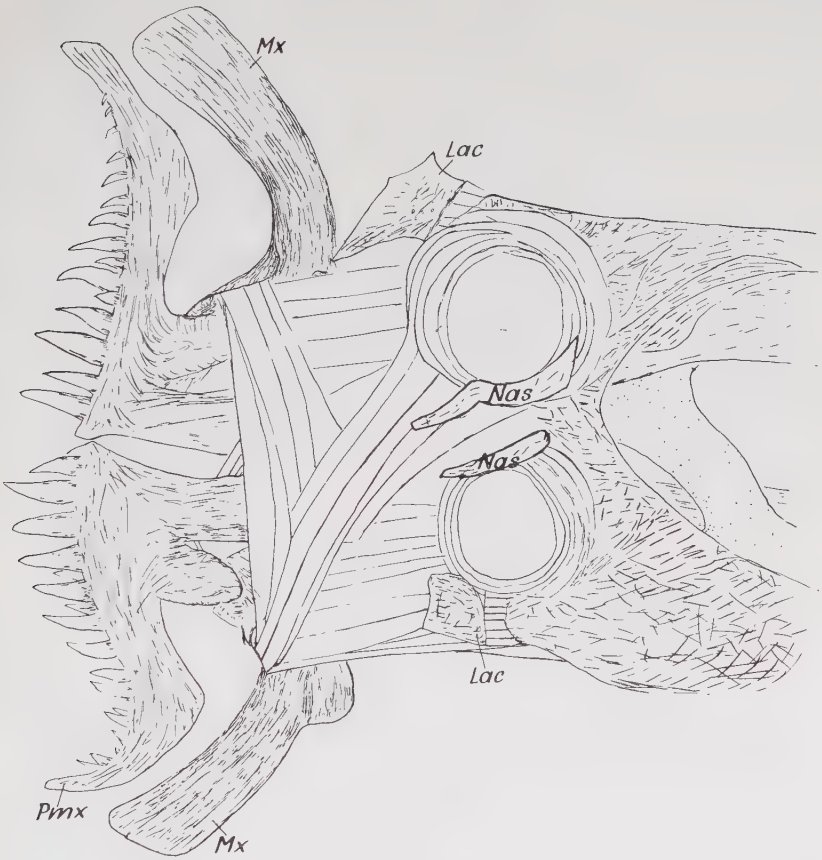

Abb. 33. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul.

Die geringe seitwärtige Exkursionsfähigkeit seiner ausgeschwenkten Suspensorien bedingt gleichwohl für den Heilbutt nicht etwa eine nur mäßige Weite der für die Nahrungsaufnahme bereiten

Mundhöhle; denn deren Weite ist — sehr im Gegensatz zum Steinbutt und der Schefschnut — schon in der Ruhestellung beträchtlich, da der Heilbutt einen breiteren Schädel besitzt.

Auch die Unterkiefergelenke liegen infolgedessen relativ weit voneinander entfernt, was wiederum eine beträchtliche Einwärtskrümmung der ziemlich kurzen massigen Unterkieferäste zu deren Symphyse bedingt. Jene geringe seitwärtige Exkursionsfähigkeit der Suspensorien aber bedingt — wieder gerade im Vergleich mit dem Steinbutt und der Schefschnut — eine weniger beträchtliche zusätzliche Erweiterung der zur Nahrungsaufnahme aktivierten Mundhöhle; und dies muß den Sog des in die zur Nahrungsaufnahme geöffnete Mundhöhle einströmenden Umgebungswassers weniger effektvoll machen, als es beim Steinbutt und der Schefschnut bei deren gewaltiger Mundhöhlenerweiterung der Fall ist (vgl. unten). So kann der Heilbutt jenen Sog kaum dafür ausnutzen, seine oft beträchtlich großen Beutebrocken einfach in die Mundhöhle einzuschwemmen; und tatsächlich weisen ihn die mächtige Bildung seiner starken und wirkungsvoll bezahnten Kieferknochen, die feste Bänderlagerung seiner Unterkiefergelenke und die im Augenblick des Zubeißens an den Widerlagern der rostrad vorspringenden Palatinköpfe gegebene Beißdruck-Festigkeit des Oberkieferapparates aus als den Nahrungserwerbs-Funktionstypus des „räuberischen Zangenpackers."

III. Der Steinbutt (*Scophthalmus maximus* L.)

Der ebenfalls räuberisch lebende Steinbutt — nach Ehrenbaum (1936) frißt er hauptsächlich Plattfische — unterscheidet sich durch bedeutende laterale Abflachung vom Heilbutt.

An seinem Kopf fällt gegenüber dem Heilbutt schon äußerlich auf, daß das geöffnete Maul in seitlicher Ausdehnung die Dicke des Fisches beträchtlich übertrifft. Diese auffällige funktionelle Eigenart wird durch eine ganze Anzahl morphologischer Eigentümlichkeiten des Oberkieferapparates ermöglicht: Der ähnlich wie beim Heilbutt, jedoch länger und schmaler gestaltete Rostralknorpel (Abb. 38: R) gleitet auf der hier langgestreckten, etwa in der morphologischen Medianen des Fisches verlaufenden Mesethmoidalkante (Abb. 36 Mk) bei der Aktivierung des Oberkiefers nicht ventrad, sondern zunächst hauptsächlich und ausgiebig rostrad. Dieses auch bei der Scholle beobachtete Vorgleiten des Rostralknorpels und mit ihm der Maxillaria und Prämaxillaria wird hier eingeleitet mit der

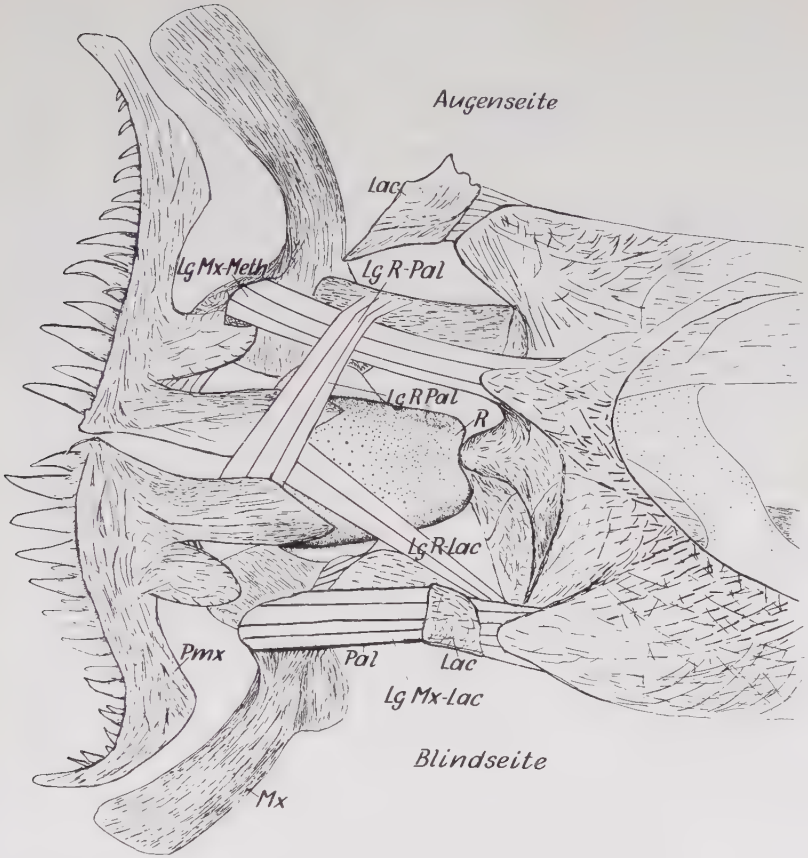

Abb. 34. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul — Sehnenplatte entfernt.

Ausschwenkung der Suspensorien, wobei die rostralen Enden beider Palatina mediad geführt werden. Sie drücken dabei zunächst auf die lateralen Außenflächen der Maxillargelenkpfannen und veranlassen diese, dem seitlichen Druck auszuweichen und rostrad zu gleiten, wobei sie den Rostralknorpel, an dem sie befestigt sind, mitnehmen. Bei diesem Rostradgleiten wird über die — hier noch durch die Nasalia versteifte Sehnenplatte, die sich zwischen den Maxillaria und dem Mesethmoid erstreckt (Abb. 37), ein starker Zug auf die rostralen Ansatzpunkte der Sehnenplatte, die Lateralkanten der maxillaren Gelenkpfannen ausgeübt, der dazu beiträgt, die Maxillaria mit ihren craniodistalen Enden weit nach rostral und etwas nach lateral zu führen.

Blindseitig ist außer dem Ligamentum palatino-maxillare noch ein Band vorhanden, das wie dieses an der Lateralkante der Maxillargelenkpfanne ansetzt, aber am Palatinum viel weiter caudal befestigt ist. (Abb. 38: Lg Mx-Pal I). Gerade durch diese Art der Befestigung am Palatinum erscheint es besonders geeignet, die Drehung des Maxillare um dessen Längsachse — bei der Aktivierung des Oberkieferapparates — welche ja große Bedeutung für die Bewegungen des Prämaxillare besitzt, zu unterstützen. Es hat offenbar die gleiche Funktion wie das Ligamentum maxillo-lacrymale bei Heilbutt und Scholle (Abb. 15: Lg Mx -Lac). Denn es stellt, gleich ihm, eine zwar mittelbare, dennoch feste Verbindung zwischen der Maxillargelenkpfanne und dem Neurocranium dar, weil es an der am meisten cranioproximalen Partie des Palatinum ansetzt, die ihre Lage gegenüber dem Neurocranium, ungeachtet aller Bewegungen des Viscerocraniums, räumlich nicht verändert.

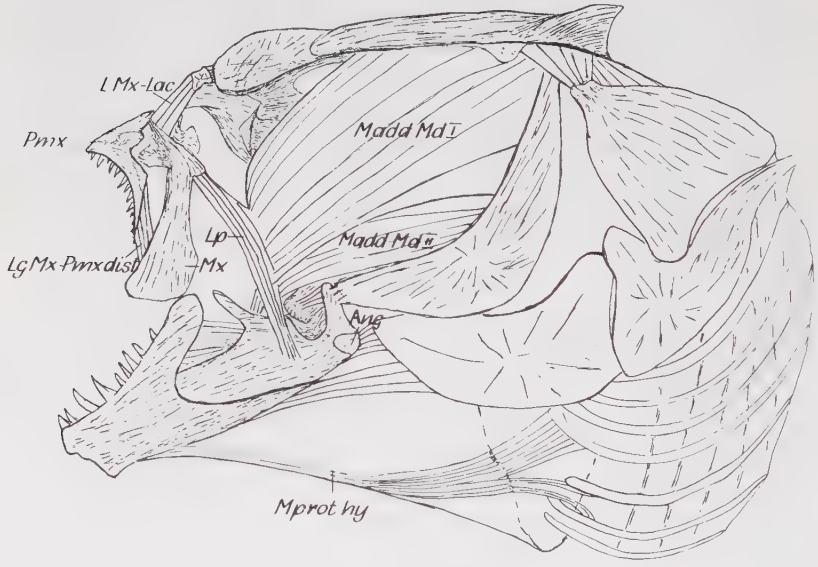

Abb. 35. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)* — Lateralansicht des Syncraniums — Blindseite —

Auf der Augenseite wirkt im gleichen Sinne ein Band, das von der Lateralkante des Maxillare zum Mesethmoid verläuft — hier als Ligamentum maxillo-mesethmoidale bezeichnet — (Abb. 38: Lg Max—Meth). Dieses Band kommt dem Heilbutt, bei dem es unter

dem Ligamentum rostro-palatinum durchläuft (vgl. Abb. 32, 34), stets zu, der Steinbutt besitzt es meist, aber nicht immer, während es sich bei Schefschnut und Scholle nur gelegentlich findet (es verläuft bei letzterer, wenn vorhanden, dorsal vom Ligamentum rostro-palatinum). Allerdings ist die Zahl der untersuchten Tiere viel zu klein, um in diesem Punkt verläßliche Angaben zu ermöglichen. Bei einem Fehlen werden seine funktionellen Aufgaben offenbar von den entsprechenden, in gleicher Richtung wirkenden Anteilen der „Sehnenplatte" übernommen. Ein Band zwischen dem Caudalende des Rostralknorpels und den Palatina besteht hier nur auf der Blindseite (Abb. 38: Lg. R—Pal); es hat wegen seiner Insertion dicht vor der Neurocranialbefestigung des Palatinum nur eine geringe mechanische Wirksamkeit, und es soll nach van Dobben (1937) eine noch in anderem Zusammenhang zu erwähnende Parallelverschiebung des Oberkiefers zur Blindseite hin bewirken.

Die Maxillargelenkpfannen sind von ähnlicher Gestalt wie bei den vorbeschriebenen Arten, jedoch ist das caudale Ende der Medialkante in einen besonders langen Dorn ausgezogen, während ihr rostrales recht weit nach vorn reicht, dazwischen ist sie eingesenkt (Abb. 29). Die Maxillaria besitzen infolgedessen eine größere Beweglichkeit; besonders die Lateralbewegung des craniodistalen Maxillarendes sowie die Drehung des Maxillare um seine Längsachse erscheinen ungleich ausgiebiger, als bei den zuvor besprochenen Arten. Die bei derartiger Beweglichkeit doch notwendige Festigkeit der Verbindung des Maxillare zum Oberkieferapparat ist wesentlich dadurch gegeben, daß hier die Medialkante des Maxillare in den eben erwähnten Dorn ausläuft, welcher in den Rostralknorpel drehbar eingezapft ist. Anstelle des bei Scholle und Heilbutt beschriebenen, nur einen Ligamentum maxillo-prämaxillare-proximale hat der Steinbutt zwei Bänder, deren eines vom vorderen Ende der Medialkante des Maxillare zum rostralen Ende des Caudalfortsatzes des Prämaxillare zieht, während das andere vom hinteren Teil der Medialkante unmittelbar vor deren Einzapfung in den Knorpel entspringt und an diesem entlang ebenfalls zum Caudalfortsatz des Prämaxillare zieht (vgl. Abb. 47: Lg Mx—Pmx prox I u. II). Auf der Medialseite der blindseitigen Maxillarpfanne setzt vorn außerdem noch die erwähnte, vom Musculus adductor mandibulae kommende Sehne an (Abb. 29, 47: Add Mx). Weiterhin ist der Maxillarapparat noch durch das vom Caudalende des Rostralknorpels her ziehende Band mit dem blindseitigen Palatinum (Abb. 38: Lg R—Pal), sowie

durch das Ligamentum maxillo-mandibulare-anterius und das Ligamentum primordiale mit dem Unterkiefer verbunden (vgl. Abb. 39). Das Ligamentum primordiale, hier sehr dünn, flächig in der „Wangenhaut" ausgebreitet und mit ihr recht fest verwachsen, hindert mit seinem ventral gerichteten Zug den Oberkieferapparat, bei dessen Bewegungen nach dorsal auszuweichen, was besonders — wie noch zu schildern — für die Lateralbewegung der Maxillaria sowie für die Vorstülpung der Prämaxillaria wichtig wird.

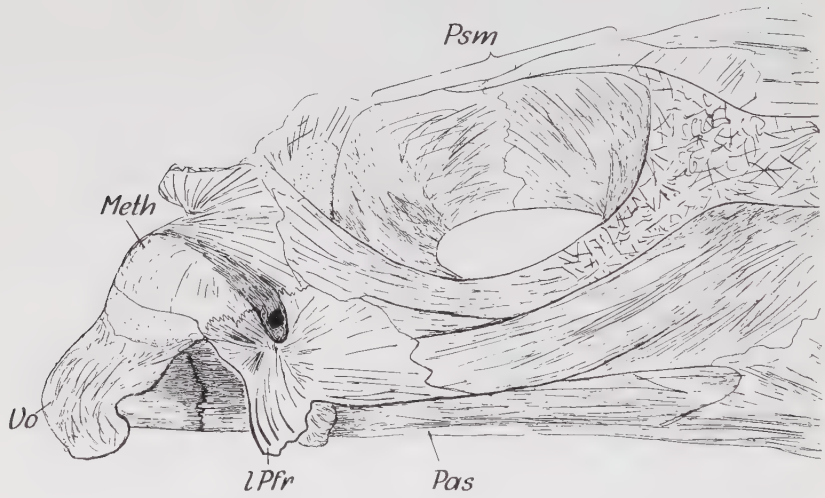

Abb. 36. Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* — Lateralansicht der Ethmoidalregion von links — Augenseite —

Die Mesethmoidalkante, beim Steinbutt im vorderen Teil von Vomer gebildet, flacht sich nach rostral hin ab (Abb. 36: Mk). Durch den Druck der Palatina wird der Maxillarapparat — wie schon beschrieben — rostral gedrängt, dabei wird er durch den Zug des Ligamentum primordiale zunächst auf die Ethmoidalkante und schließlich gegen den Vomer gedrückt. Die dachförmig lateral abfallenden Vomerflächen üben dadurch auf die zunächst frei herabhängenden caudalen Gelenkköpfe der Maxillaria einen Druck aus, dem die Gelenkköpfe nach lateral ausweichen (Abb. 48); dabei werden die Maxillaria an dem caudalen Dorn der Medialkante festgehalten, während ihre craniodistalen Enden weit nach lateral ausschwenken; der Drehpunkt dieser Bewegung ist also die Einzapfung des Dornes der maxillaren Gelenkpfanne im Rostralknorpel.

Die Vorstülpung der Prämaxillaria erfolgt — wie schon angedeutet — in etwa der gleichen Weise wie bei den vorbeschriebenen Arten durch den Druck, den das rostrale Ende der Medialkante der Maxillarpfanne (Abb. 29) auf den Gelenkkopf des Prämaxillare (Abb. 28: Gk) ausübt. Dem daraus erfolgenden Schub nach rostral folgt das Prämaxillare aber nicht direkt, sondern es dreht sich dabei um die Befestigung seines Caudalfortsatzes am Rostralknorpel (Abb. 28: B Pmx—R). Da diese Verbindung nur eine Drehung um eine schräg von rostral-medial nach lateral-caudal verlaufende Achse ermöglicht, bewirkt also der rostrad gerichtete Schub auf die Prä-

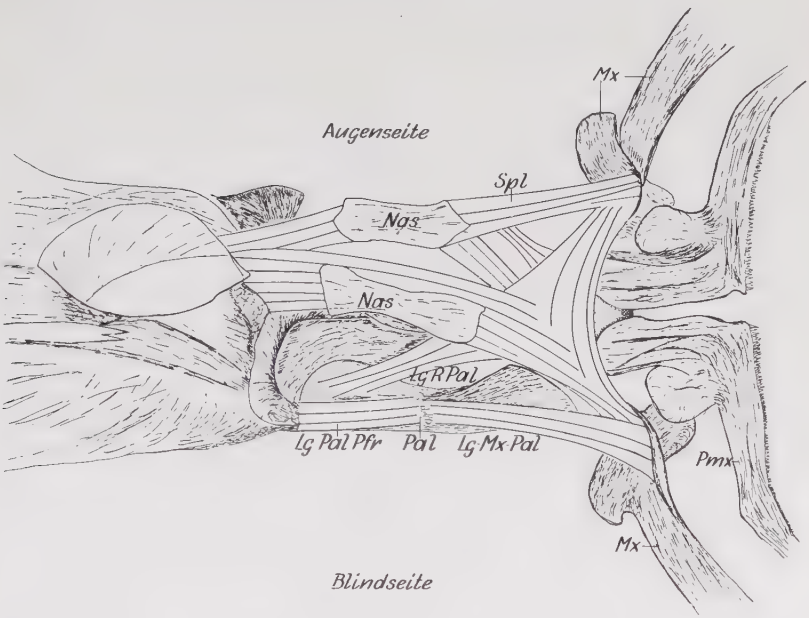

Abb. 37. Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul.

maxillaria gleichzeitig deren Spreizung mit den craniodistalen Enden nach lateral. Da das hier sowieso schwach entwickelte Ligamentum maxillo-prämaxillare-distale (Abb. 39: Lg Mx Pmx dist.) ziemlich lang und vor allem auf beiden Seiten gleich lang ist, bleiben die beiden Prämaxillaria auch bei der Ausstülpung gleichmäßig nach vorne gerichtet. Im Ergebnis ist daher das geöffnete Maul nicht asymmetrisch.

Die Rückführung des Oberkieferapparates beginnt wegen der zuerst einsetzenden Adduction des Unterkiefers auch hier mit der Caudadführung der craniodistalen Maxillarenden. Dadurch wird auf die Ligamenta maxillo-prämaxillaria proximalia ein Zug ausgeübt, der die Maxillaria um ihre Längsachsen einwärts dreht und dabei die vorderen Lateralkanten der Maxillargelenkpfannen nach vorn bewegen würde, wenn sie nicht durch die an den vorderen Lateralkanten befestigte Sehnenplatte (Abb. 37) sowie durch die Ligamenta palatino-maxillaria festgehalten würden; dadurch aber wird diese Bewegung in einen caudad-dorsad gerichteten Schub auf den Rostralknorpel umgewandelt (vgl. Abb. 49). Die Palatina wirken in gleicher Weise, indem sie bei ihrem seitlichen Auseinanderweichen, bei der Adduction der Suspensorien, einen caudo-laterad gerichteten Zug auf ihre Verbindungen (Ligamenta palatino-maxillaria) zu den Lateralkanten der zugehörigen Maxillargelenkpfannen ausüben. In keiner Stellung oder Phase seiner Bewegungen findet der Oberkieferapparat ein hinlänglich festes Widerlager, um einen etwaigen Beißdruck des Unterkiefers wirksam abfangen zu können.

Die Einwärtsdrehung der Maxillaria um ihre Längsachsen wird auf der Blindseite noch unterstützt durch eine augenseitig nicht vorhandene, vom Musculus adductor mandibulae entspringende und rostral auf der Medialseite der Maxillargelenkpfanne befestigte Sehne (Abb. 29, 39, 47: S Add Mx). Diese Sehne kommt den meisten percoiden Fischen zu, sie fehlt jedoch dem Heilbutt und der Scholle völlig (beiderseits) und ist offenbar auch bei dem Steinbutt ohne echte Funktionsnotwendigkeit. Denn die Einwärtsdrehung des Maxillare, die bei ursprünglicheren Fischen über diese Sehne von der zugehörigen Portion des Musculus adductor mandibulae besorgt wird, wird ja bei den untersuchten Heterosomata durch den am Ligamentum maxillo-prämaxillare-proximale bei der Caudadführung des craniodistalen Endes des Maxillarstieles auftretenden Zug bewirkt. Das (nur blindseitige) Vorhandensein jener Sehne vom Musculus adductor mandibulae zum Maxillare bei den untersuchten Bothidae kann wohl nicht funktionell interpretiert werden (vgl. unten Kap. C).

Bei van Dobben (1937) findet sich die Bemerkung, daß der Oberkiefer des Steinbutts bei seiner Aktivierung eine geringe Parallelverschiebung zur Blindseite hin erfährt, die durch den Zug des vom Rostralknorpel zum blindseitigen Palatinum ziehenden Bandes (Abb. 38: Lg R—Pal) bewirkt wird. Van Dobben hielt diese Verschiebung für eine Korrekturbewegung, die den geschlossen

— nach seiner Meinung asymmetrischen Oberkiefer bei der Öffnung des Maules nach rechts rückt und damit symmetrisch werden läßt. Wenn man jedoch bei geöffnetem Maul, von einer gedachten Linie aus, die den Zwischenraum zwischen den Caudalfortsätzen der Prämaxillaria mit der Unterkiefersymphyse verbindet, den Abstand bis zur seitlichen Begrenzung des Maules mißt, ergibt sich zwischen beiden Seiten kein Unterschied. Tatsächlich zeigt aber die Mesethmoidalkante beim Steinbutt und auch bei der Schefschnut eine ganz leichte Neigung zur Blindseite hin. Die geringfügige Parallelverschiebung des Oberkieferapparates zur Blindseite hin ist jedoch, verglichen mit der Größe des Maules, bei beiden Arten so unbedeutend, daß ihr funktioneller Wert zweifelhaft ist.

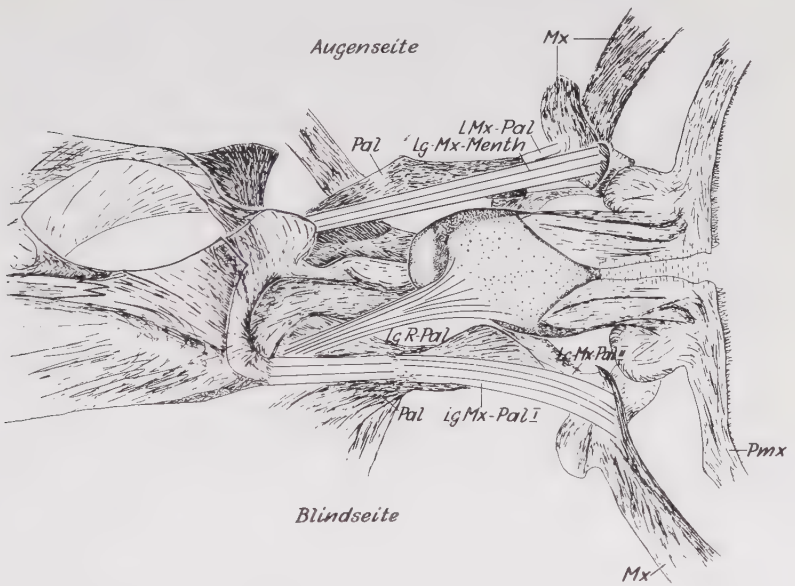

Abb. 38. Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul — Sehnenplatte entfernt —

Am Unterkiefer des Steinbutts ist die Mandibula im Zusammenhang mit der starken Abflachung des Fisches fast gerade, sie ist außerdem ziemlich niedrig, das Dentale grazil im Vergleich zu dem des Heilbuttes und nur mit winzigen Zähnchen besetzt (Abb. 39). Der Steinbutt hat die Möglichkeit, die Suspensorien lateral beson-

ders weit auszuschwenken, wobei allerdings zu bemerken bleibt, daß der für diese Bewegung auch verantwortliche Musculus levator arcus palatini auf beiden Seiten nur schwach entwickelt ist. Die weite Ausschwenkung der Suspensorien wird hier offenbar mittels der bei dem Caudadzuge des Urohyale erfolgenden Spreizung der Hyalia erreicht.

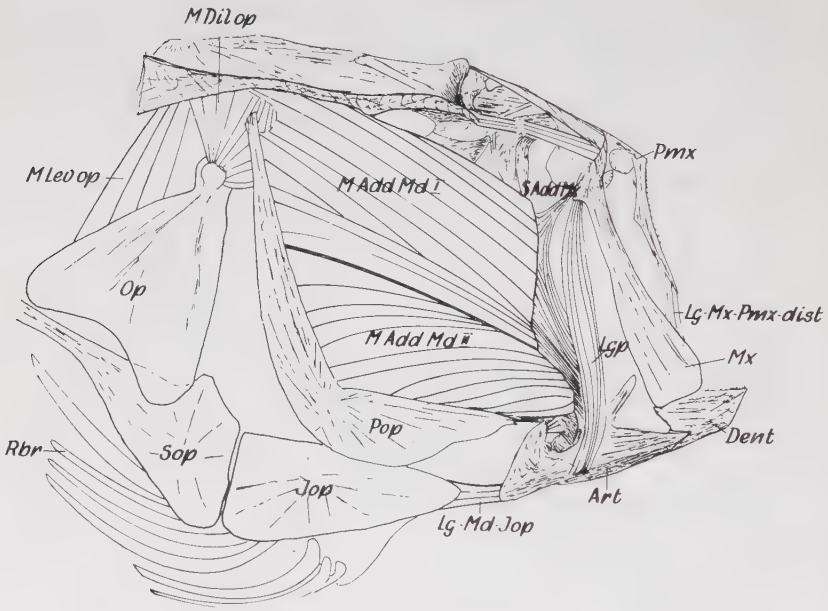

Abb. 39. Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* — Lateralansicht des Syncraniums — Blindseite —

Die Suspensorien werden beiderseits etwa gleich weit ausgeschwenkt; die beträchtliche und symmetrische Abduzierung der Suspensorien wird für den Steinbutt auf Grund seiner starken Abflachung weit wichtiger als für den Heilbutt. Denn diese weite Abduzierung der Suspensorien hat ihre biologische Bedeutung einmal darin, dem abgeflachten Steinbutt die Aufstellung einer für einen Räuber nicht nur dorsoventral, sondern auch lateral hinreichend weiten Mundöffnung zu ermöglichen. Zweitens ist der Steinbutt ganz zweifellos nicht so wie der Heilbutt imstande, seine Beute mit den Kiefern zu ergreifen, sondern man muß annehmen, daß er mit der,

durch plötzliche Abduktion der Suspensorien ihm möglichen, drastischen Erweiterung der Mundhöhle einen Sog erzeugt, mit dessen Hilfe er auch größere Beutetiere einzustrudeln vermag. Die weite Abspreizung der Kieferstiele verlangt vom Unterkiefer eine bedeutende Beweglichkeit in den Gelenken, an deren Festigkeit jedoch der Wegfall einer Beißfunktion der Kiefer geringere Ansprüche stellt. Die Quadratomandibulargelenke haben hier etwa die gleiche Gestalt, wie beim Heilbutt näher beschrieben; jedoch ist die Bänderung merklich lockerer, das Ligamentum internum und das Ligamentum laterale sind länger, das Ligamentum internum ist rostral besonders verstärkt und verlängert. Das auch beim Heilbutt vorhandene Band zwischen dem Processus ascendens des Artikulare und dem rostralen Ende des Präoperculum ist hier ziemlich lang und fest; es hält den beim Ausschwenken der Suspensorien nach lateral sich bewegenden Processus ascendens schließlich fest und preßt dadurch die nach medial abgeschrägte Fläche des Artikulargelenks fest gegen die beiden Facetten des zum Quadratum gehörigen Gelenkkopfes.

Die Absenkung des Unterkiefers wird wie üblich von dem, im Gegensatz zur Scholle und zum Heilbutt hier jederseits nur einfach vorhandenen, Ligamentum mandibulo-interoperculare (Abb. 39: Lg Md-Jop) bewerkstelligt.

Auch für die Quadrato-Artikulargelenke des Steinbuttes gilt die „partielle Zwangsläufigkeit". Bei maximaler Öffnung des Maules sind die Suspensorien soweit laterad ausgeschwenkt, daß die Hyalspangen senkrecht auf der Medianebene des Fisches stehen und miteinander eine transversale Gerade bilden. Die drastische Erweiterung der Mundhöhle beim Nahrungserwerb des Steinbutts wird also fast ganz in lateraler und nur sehr wenig in dorsoventraler Richtung bewirkt.

IV. Die Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis W.)*

Die zur Familie Bothidae gehörige Schefschnut ist noch weit stärker lateral abgeflacht als der Steinbutt. Die funktionellen Besonderheiten, die den Kieferapparat dieses Fisches auszeichnen, wirken dahin, ihm für den ebenfalls räuberischen Nahrungserwerb (Ehrenbaum 1936) die dazu notwendige Aufstellung einer dorsoventral und besonders lateral ausreichend großen Mundöffnung möglich zu machen. Das seitlich ebenfalls sehr abgeflachte Neurocranium ist namentlich durch die schmale Ethmoidalregion auffällig.

Auf der sehr langgestreckten Mesethmoidalkante (Abb. 41) gleitet der gleichfalls schmale Rostralknorpel mit dem „neuen" Oberkiefer weit nach rostral. Auch hier wird diese Rostradbewegung bewirkt durch den mit dem Ausschwenken der Suspensorien gegebenen Druck der rostralen Palatinköpfe auf die Maxillargelenkpfannen, die diesem Druck nur rostrad ausweichen können. Aus diesem weiten Vorgleiten resultiert ein besonders kräftiger Zug, der die Sehnenplatte, die an den vorderen Lateralkanten der maxillaren Gelenkpfannen ansetzt (Abb. 42: Spl), anspannt, wodurch die Maxillaria um ihre Längsachse mit der Rostralkante laterad gedreht wer-

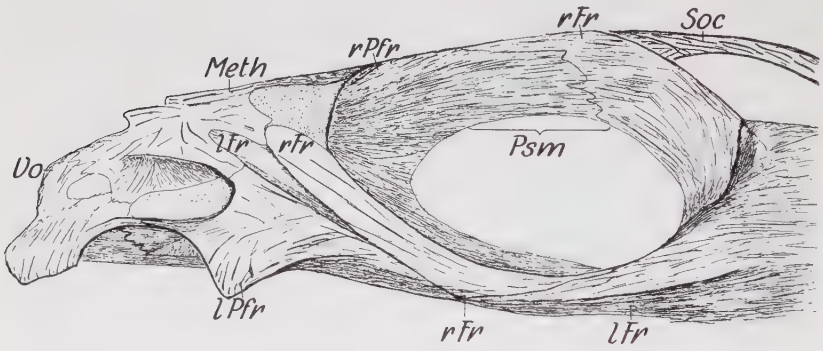

Abb. 40. Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* — Lateralansicht der Ehtmoidalregion — Augenseite —

den. Diese Bewegung ist in gleicher Weise wie beim Steinbutt sehr wichtig für die Spreizung der Prämaxillaria, aber sie ist hier noch ausgiebiger. Auch die laterale Abspreizung der craniodistalen Maxillarenden, die in gleicher Weise wie beim Steinbutt durch den Druck erzielt wird, mit dem der ventral gerichtete Zug des Ligamentum primordiale den Oberkiefer auf die Vomerflächen preßt (vgl. Abb. 48), ist hier besonders drastisch. In der Ausstattung des Oberkieferapparates mit Bändern stimmt die Schefschnut weitgehend mit dem Steinbutt überein, wenngleich die Bänder durchweg relativ länger sind und den Kieferknochen eine größere Beweglichkeit gestatten (Abb. 42, 43).

Der Unterkiefer wird merklich weiter abgesenkt und ist noch graziler gebaut als beim Steinbutt, er ist ebenfalls nur mit kleinen Zähnchen besetzt; der Beißrand des Dentale beschreibt eine leichte Wellenlinie (Abb. 45). Er ist an seiner Rostralspitze meist hakenförmig, den Oberkiefer etwas überragend, aufgebogen und steigt caudad leicht an; unter diesem Anstieg befindet sich eine große Aussparung im Knochen (Materialersparnis?). Die Quadrato-mandibulargelenke sind, verglichen mit denen des Steinbuttes, gekennzeichnet durch geringere Höhe des Processus ascendens und ein längeres Ligamentum internum, welche beiden Besonderheiten die Kiefergelenke instand setzen, die weite Absenkung des Unterkiefers zu tolerieren. Die Festigkeit der Gelenke wird gewährleistet mit der starken Einsenkung der artikularen Gelenkpfanne und deren rostraler — auch beim Heilbutt und Steinbutt vorhandener und oben beschriebener — Abschrägung nach medial-ventral, auf der auch hier beide Facetten des zum Quadratum gehörigen Gelenkkopfes bei weit geöffnetem Maul und bei ausgeschwenkten Suspensorien ruhen. Für die Beweglichheit der Quadrato-Artikulargelenke besteht wie bei den anderen räuberischen Arten auch die „partielle Zwangsläufigkeit". Zwischen Mandibula und Interoperculum ist wie beim Steinbutt jederseits nur ein Ligamentum mandibulo-interoperculare vorhanden.

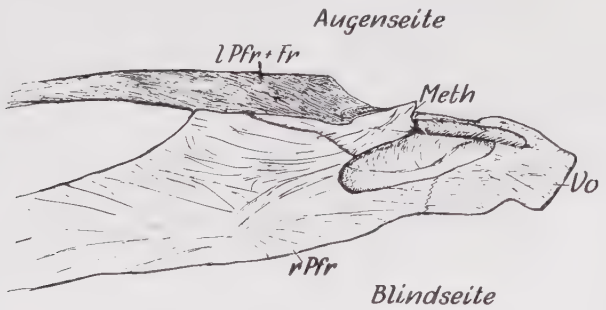

Abb. 41. Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* Dorsalansicht der Ethmoidalregion.

Mit der hier außerordentlichen lateralen Komprimierung des Neurocraniums hängt es wohl auch zusammen, daß die Hyalia bei ausgeschwenkten Suspensorien und maximal geöffnetem Maule nicht wie beim Steinbutt senkrecht auf der Mediane stehen, sondern ven-

trad-mediad gestellt sind, so daß sie einen Winkel miteinander bilden. In gleicher Weise wie beim Steinbutt werden die craniodistalen, ventralen Enden der Hyalspangen mit der Copula communis soweit caudad geführt, daß sie senkrecht zur Längsachse des Fisches stehen.

Auf diese Weise wird die Mundhöhle auch nach ventral recht wirkungsvoll erweitert. Die Schefschnut ist darauf angewiesen, die Mundhöhle rasch und beträchtlich zu erweitern und dadurch die Beute einzustrudeln, da ihre schwach bezahnten und recht grazilen Kiefer wie beim Steinbutt wenig geeignet sind, die Beute fest zu ergreifen.

C. Bemerkungen über die Kiefermuskulatur der untersuchten Arten

Eine ausführliche Beschreibung der Kopfmuskulatur der Scholle (ohne Abbildungen) findet sich bei Dietz (1912). Hier sollen nur einige, direkt an den Kieferbewegungen beteiligte Muskeln Erwähnung finden; dies vor allem deshalb, weil sie — obschon bei den räuberischen Arten von gleicher Wirkungsweise — doch charakteristische Unterschiede zeigen, die sich nicht funktionell interpretieren lassen.

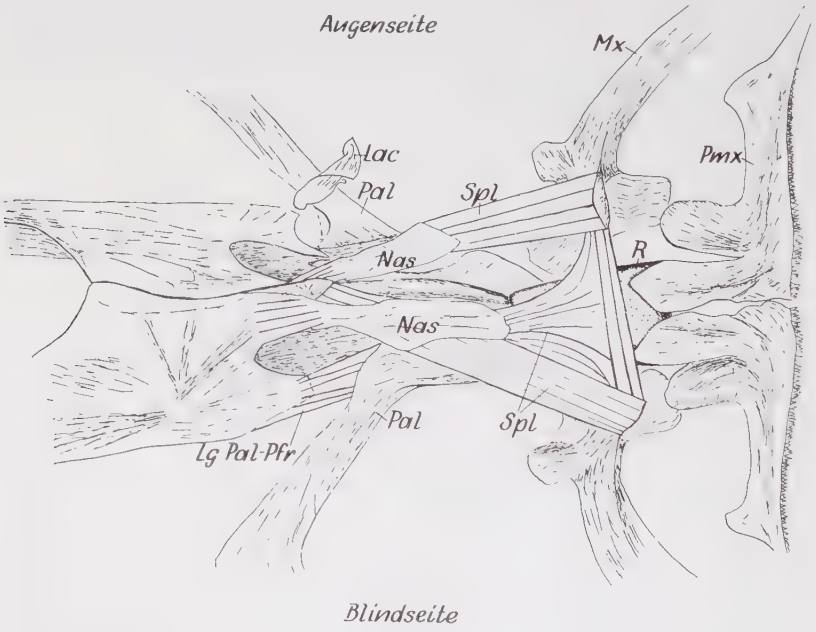

Abb. 42. Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul.

Der *Musculus adductor mandibulae* besteht bei allen vier Arten beiderseits aus zwei Portionen (Abb. 10, 35, 39, 45), welche in eine Sehne zusammenlaufen, von der ein Teil ans Ligamentum primordiale tritt (Abb. 35, 39, 45), während der andere innen am Artikulare, nahe dem proximalen Ende des Meckelschen Knorpels befestigt ist (Abb. 8); er wird dort vom M. add. md. intramandibularis (Aω nach Vetter) überlagert, der an Masse gering, am Dentale ansetzt und in eine am Quadratum und Präoperculum befestigte Sehne ausläuft (Abb. 8, 9). Auf der Augenseite wird der M. add. mand. durch die Augen, die beide zusammen viel Platz beanspruchen, bei allen vorliegenden Arten in etwa die gleiche Gestalt gezwungen (Abb. 45).

Der M. add. md. der Blindseite ist, weil nicht durch die Augen eingeengt, wesentlich breiter. Bei den Pleuronectiden (Heilbutt und Scholle), ist die sehnige Verbindung zu den Kieferknochen die gleiche wie auf der Augenseite, nur ist die Sehne zum Ligamentum primordiale — hier räumlich nicht beeinträchtigt — wesentlich breiter. Die Bothiden, Steinbutt und Schefschnut, besitzen blindseitig außerdem noch eine besondere Sehne, die von der oberen Portion des M. add. md. entspringt und gesondert zum Maxillare zieht, wo sie auf der Medialseite der Maxillargelenkpfanne inseriert (Abb. 29, 39, 44). Daß diese Sehne, über die auch viele symmetrische percoide Fische verfügen, ohne wirkliche funktionelle Notwendigkeit ist, wurde bereits oben erläutert (S. 72). Diese Sehne fehlt Heilbutt und Scholle, obwohl auf der Blindseite keine räumliche Zwangslage dafür verantwortlich gemacht werden kann (Abb. 4, 35).

Der *Musculus levator arcus palatini* ist beim Heilbutt mit seinen wenig beweglichen Suspensorien nur schwach entwickelt. Allerdings verfügen auch Steinbutt und Schefschnut, Arten also, die auf eine rasche und ausgiebige Abduzierung der Suspensorien angewiesen sind, nur über einen sehr schwach entwickelten M. lev. arc. pal. (Abb. 46). Bei der Scholle ist der blindseitige M. lev. arc. pal. ebenfalls recht dürftig, der augenseitige dagegen auffallend kräftig; er findet im Zusammenhang mit anderen morphologischen Besonderheiten der Scholle als „Atmungsmuskel" Verwendung.

Der *Musculus adductor arcus palatini* ist bei den Pleuronectidae gegenüber den Bothidae, trotz gleicher Funktion, recht unterschiedlich gestaltet. Während Scholle und Heilbutt über einen kräftigen, vom Schädel her zur Innenseite des Suspensoriums ziehenden Muskel verfügen, setzt der schwache, in zwei sich einander schräg überlagernde Portionen geteilte M. add. arc. pal. des Steinbuttes und der Schefschnut eigenartigerweise auf der Außenfläche des Suspensoriums an (Abb. 46).

D. Zusammenfassende funktionelle Interpretation der Ergebnisse

In der vorliegenden Arbeit wurden die morphologisch-funktionellen Verhältnisse an den Kieferapparaten der Plattfische: Scholle, Heilbutt, Steinbutt und Schefschnut untersucht.

Wegen ihrer zahlreichen funktionellen Besonderheiten wurde die Kiefermechanik der Scholle an den Anfang gestellt und besonders eingehend behandelt. Die übrigen drei hier untersuchten räuberischen Arten zeigen nicht jene morphologischen Spezialisationen, die der Scholle ermöglichen, zur Nahrungsaufnahme die Mund-

öffnung zum Boden hin — morphologisch gesehen zur Seite — zu wenden, sondern ihre Mundöffnung bleibt — ungeachtet der bedeutenden Asymmetrien besonders in der Orbitalregion des Schädels — symmetrisch und direkt nach vorn gerichtet.

Für alle untersuchten Plattfische gilt, daß das Maul seine ursprüngliche Lage beibehält; d. h. die Kieferbewegungen erfolgen — bezogen auf die sekundäre Seitenlage der Plattfische — nicht von unten nach oben, sondern seitlich, nämlich in der ursprünglichen, morphologischen Dorso-Ventralrichtung der Tiere.

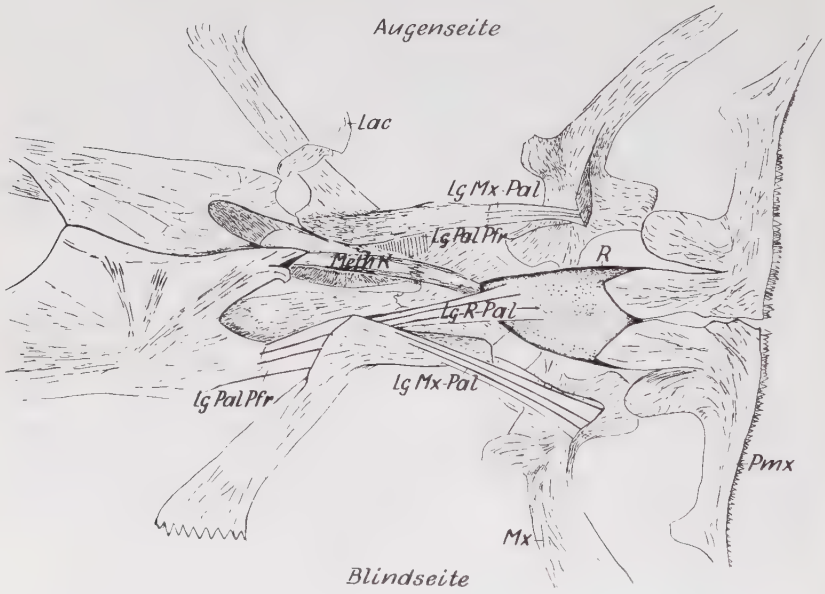

Abb. 43. Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* — Dorsalansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul — Sehnenplatte entfernt —

Die Bewegungen des Oberkiefers sind in ihrer Richtung bestimmt vor allem durch die Gestalt und den Verlauf der dorsalen Mesethmoidalkante; hierin zeigen die einzelnen Arten im Zusammenhang mit ihrem besonderen, im einzelnen beschriebenen Funktionstyp charakteristische Unterschiede. Die Elemente des Ober-

kiefers (Maxillaria und Prämaxillaria) sind durch komplizierte Anbänderung an einen dorsal beweglich auf dem Mesethmoid ruhenden „Rostralknorpel" zu einem einheitlichen Apparat zusammengefaßt. Bei der Aktivierung für den Nahrungserwerb gleitet dieser ganze Apparat — mit einer Führung des „Rostralknorpels" auf der zuvor genannten dorsalen Mesethmoidalkante — nach vorn; hierbei wirken Bänder, die von den cranioproximalen Maxillarpfannen zu verschiedenen Elementen des übrigen Viscero- und des Neurocraniums gespannt sind, auf ihn ein mit dem Ergebnis, daß die Oberkieferknochen seitwärts mehr oder weniger weit gespreizt und fängisch gestellt werden. Die Aktivierung des Oberkieferapparates wird nur beim Heilbutt, der hierin wohl die ursprünglichsten Verhältnisse zeigt, unmittelbar mit dem Absenken des Unterkiefers über die Ligamenta primordialia bewirkt, die von den Unterkieferästen zu den Maxillaria gespannt sind; nach deren Durchtrennung wird dem Heilbutt die Aktivierung des Oberkieferapparates unmöglich. Bei der Scholle, dem Steinbutt und der Schefschnut aber wird der Oberkieferapparat durch einen — für ihn in einem Schub rostrad resultierenden — Druck der mit dem Ausschwenken der Suspensorien rostrad-mediad gewendeten Köpfe der Palatina bewirkt; die Ligamenta primordialia behalten hier im wesentlichen nur noch die Funktion, den Oberkieferapparat in der Führung des Rostralknorpels auf der Mesethmoidalkante festzuhalten. Nach ihrer Durchtrennung bleibt die Aktivierung des Oberkieferapparates bei diesen Fischen möglich.

Der Unterkiefer ist — außer bei der Scholle — in seinen Bewegungen abhängig von jener „partiellen Zwangsläufigkeit" (P e t e r s e n 1914), die für die zunehmend weitere Absenkung der Mandibulae die vorangegangene Abspreizung der Suspensorien voraussetzt.

Die trophobiologischen Funktionstypen der hier untersuchten Plattfische sind einmal der des „Weidegängers und Sammlers", der seine zum größten Teil aus kleinen Muscheln bestehende Nahrung vom Substrat her aufnimmt: Dies ist die Scholle. Die drei anderen analysierten Arten sind Räuber und Großbrockenschlinger, funktionsverschieden aber wieder insofern, als der Heilbutt seine Beute mit den Kiefern packt, während der Steinbutt und die Schefschnut sie mit gewaltigem Sog des Atemwassers einschwemmen; alle drei nehmen ihre Beute vorzugsweise aus dem freien Wasser, nicht vom Grunde auf.

Für den „Weidegänger und Sammler" Scholle ergab die funktionsmorphologische Analyse, daß hier ein physiologisch und funktionell unterständiges Maul ausgebildet ist. An ihm werden als greifende Elemente beim Nahrungserwerb fast nur noch die blindseitigen Kieferäste beansprucht. Sie sind durch ihre gegenüber den augenseitigen Kieferästen bedeutendere Länge und viel reichlichere und wirksamere Bezahnung dafür besonders geeignet; aber darüber hinaus ist dafür gesorgt, daß beim Vorgange des Maulöffnens

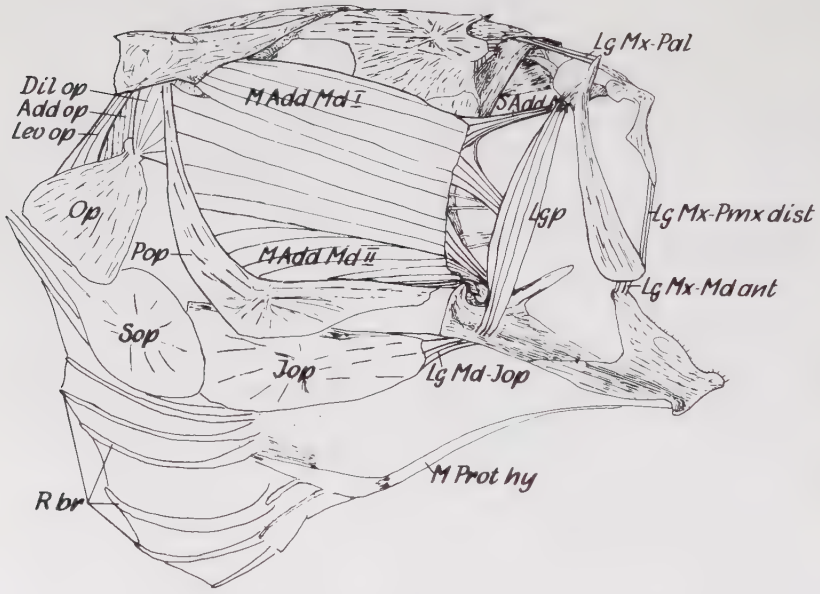

Abb. 44. Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* — Lateralansicht des Syncraniums — Blindseite —

gleichzeitig die blindseitigen Kieferäste zum Substrat hin, also zur Blindseite hinübergedrückt und also in eine funktionell — für die Nahrungsaufnahme vom Substrat her besonders günstige Lage gebracht werden. Entscheidende funktionelle Bedeutung für diese Besonderheiten der Kieferbewegung der Scholle erlangen, wie unsere Analyse erstmalig ergab:

1. Die asymmetrische Gestalt der Palatina, in Verbindung mit dem asymmetrischen Verlauf der dorsalen Mediankante des Mesethmoids: Der in der Ruhelage laterad auswärts gebogene rostrale

Kopf des augenseitigen Palatinums wird mit der Ausschwenkung des augenseitigen Suspensoriums mediad gegen den Rostralknorpel gedrückt; dieser weicht dem Druck rostrad und zur Blindseite hinüber aus, entlang an der schräg zur Blindseite führenden dorsalen Mediankante des Mesethmoids, und er führt dabei die an ihm befestigten Praemaxillaria zur Blindseite hinüber. Diese sind gleichfalls asymmetrisch; das blindseitige Praemaxillare ist viel größer und reicher bezahnt als das augenseitige, und es wird stärker ausgestülpt: so wird es wirksam gegen das Substrat hin aktiviert.

2. Der Funktionswechsel, den hier das blindseitige Lacrymale und eine Portion des augenseitigen Ligamentum mandibulo-interoperculare vollzogen haben; daneben die verschiedene Länge der Mandibel-Äste: der blindseitige ist länger mit weiter caudad liegendem Kiefergelenk.

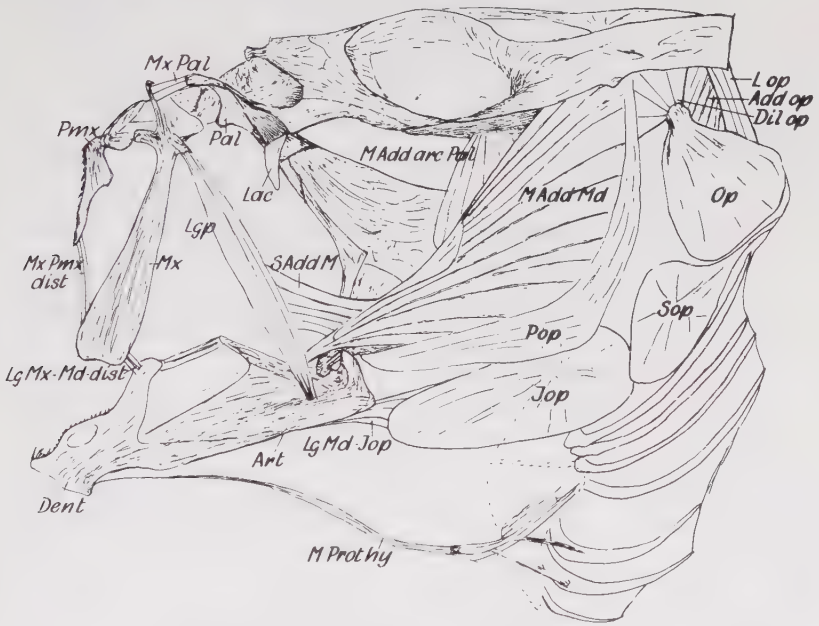

Abb. 45. Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* — Lateralansicht des Syncraniums — Augenseite –

a) Das blindseitige Lacrymale funktioniert nur als Zwischenstück für eine hier nur blindseitig gegebene, unnachgiebige Verbindung zwischen dem Oberkieferapparat und dem

Neurocranium, und auch die dorsal davon liegende „Sehnenplatte" befestigt bei der Scholle den Oberkieferapparat nur an einem entschieden nach der Blindseite verlagerten Punkt des Neurocraniums.

An diesen Bänderverbindungen und um deren Insertionen am Neurocranium herum schwenkt bei der unter 1. genannten Bewegung der Oberkieferapparat entschieden zur Blindseite, d. h. zur physiologischen Unterseite des auf dem Substrat ruhenden Fisches hinüber.

b) Die verschiedene Länge der Unterkieferäste und entsprechend verschiedene Lage ihrer Gelenke bedingt mit der Öffnung des Maules eine seitwärtige Kippung des Unterkiefers zum Substrat hin; gleichzeitig zieht bei der Öffnung der Kiefer ein starkes Band, das von der Ventralkante des augenseitigen Interoperculare zur Ventralkante der rostralen Hälfte des augenseitigen Dentale gespannt ist, den gesamten Unterkiefer mit seiner Symphyse zur Blindseite hinüber.

3. Und schließlich — samt der stark eingeschränkten Exkursionsfreiheit des blindseitigen Suspensoriums — eine besondere und abnorme Spielraumfreiheit des blindseitigen Quadrato-Mandibulargelenkes: Die unter 2. erwähnte Verschiebung des aktivierten Unterkiefers der Scholle zur Blind-, also zur physiologischen Unterseite des auf dem Substrat liegenden Fisches hin, bedingt einen Druck auf das blindseitige Unterkiefergelenk. Dieser Druck wird durch die einzigartig beträchtliche Luxationsfähigkeit dieses Gelenks ausgeglichen: Das Articulare des blindseitigen Unterkieferastes gleitet mit seiner sehr verlängerten Gelenkfläche am Gelenkkopf des Quadratum weit caudad.

Gerade in den soeben hervorgehobenen funktionellen Cardinalpunkten berichtigen und erweitern die Ergebnisse der hier vorgenommenen Analyse wesentlich jene anderen, die v a n D o b b e n (1937) nach freilich nur cursorischer Untersuchung der Scholle *Pleuronectes platessa* vorgelegt hatte.

Bei den drei übrigen hier untersuchten Arten, die als Raubfische von zum Teil beträchtlich großen Beutetieren leben, treten merkliche Asymmetrien in der Ausbildung und Bewegungsführung der Kieferknochen nicht auf. Dies kommt für den Oberkiefer dadurch zustande, daß die auch hier bei dessen Rostrad- (bzw. - Heilbutt — Ventrad-)Bewegung die Führung abgebende dorsale Mesethmoidal-

kante etwa in der morphologischen Medianen der Fische verläuft, während die Anbänderung des Oberkieferapparates an das Neurocranium auf der Augen- wie auf der Blindseite gleichermaßen solide ist: Sie gestattet also ebenfalls keine nennenswerte asymmetrische Verschiebung des aktivierten Oberkieferapparates. Der Unterkiefer dieser drei Arten entbehrt aller der morphologischen und funktionellen Besonderheiten, die bei der Scholle die Lage- und Funktionsverschiebung des aktivierten Unterkiefers zur Blindseite hin bedingen.

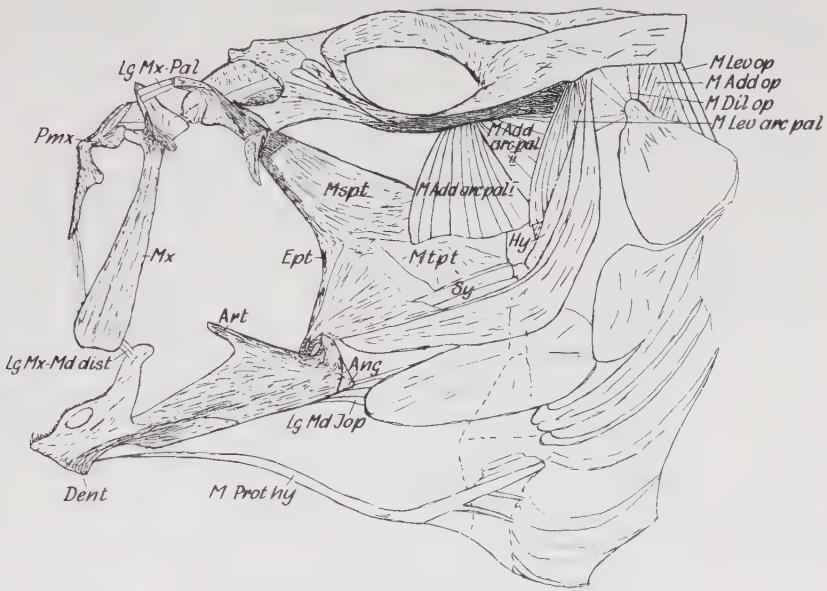

Abb. 46. Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* — Lateralansicht des Syncraniums — Musculus adductor mandibulae entfernt — Augenseite —

Der Schädel des räuberischen Heilbuttes *(Hippoglossus hippoglossus)* ist gekennzeichnet durch seine geringe laterale Abflachung, die nahezu senkrecht abfallende und etwa in der morphologischen Medianen des Fisches verlaufende Mesethmoidalkante, die geringe Schwenkbarkeit der Suspensorien, die daraus resultierende relativ wenig größere Weite des maximal geöffneten gegenüber dem geschlossenen Maul, und die Massigkeit und dolchartige Bewehrung der Prämaxillaria und besonders der Dentalia.

Eine derartige Kieferkonfiguration befähigt den Heilbutt weniger, die Beute durch plötzliche Erweiterung der Mundhöhle — mittels Abduction der Suspensorien — einzustrudeln; sondern er muß sie mit den ja entsprechend ausgerüsteten Kiefern fest ergreifen: er stellt also in der Art seines Nahrungserwerbes den Funktionstypus des „Zangenpackers" dar.

1. Der Unterkiefer ist mechanisch durch die sehr straffe Bänderung der Quadrato-Artikulargelenke, den innigen Kontakt, den die Gelenkflächen stets miteinander halten, sowie durch die Kürze der Unterkieferäste (kurzer Hebel) und deren Derbheit, dafür ausgerüstet, gegen den Oberkiefer hin einen entsprechenden Beißdruck ausüben zu können.

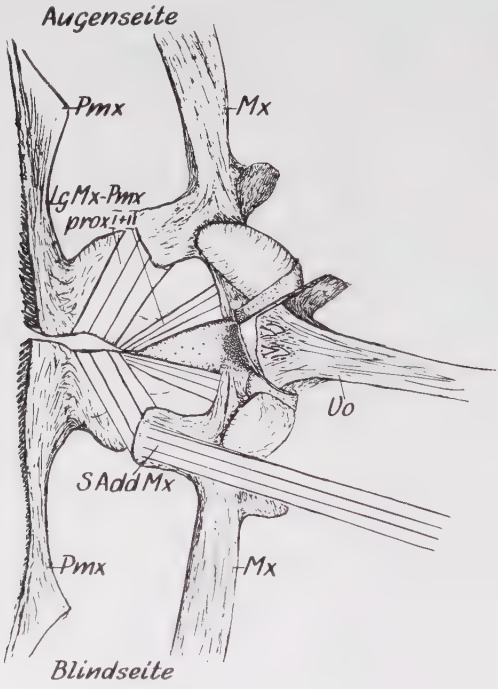

Abb. 47. Schefsdnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* — Ventralansicht des Oberkieferapparates bei geöffnetem Maul.

2. Der Oberkiefer, dessen Aktivierung beim Heilbutt von dem als Folge der Unterkieferabsenkung auftretenden — Ventradzug des Ligamentum primordiale abhängt, gewinnt die Druckfestig-

keit gegen den Unterkiefer erst im Moment des Kieferschlusses, also des Zubeißens. Der Oberkiefer wird bei seinem Dorsalgleiten nämlich schließlich von den — wie Balkenköpfe rostrad vorstehenden — Rostralteilen der Palatina aufgehalten und findet an ihnen ein festes dorsales Widerlager, das ihn instand setzt, den Beißdruck des Unterkiefers abzufangen.

3. Die Führung des Oberkiefers in die Ruhelage und gegen die Palatina hin wird hier hauptsächlich durch die Drehung der Maxillaria um ihre Längsachse bewirkt. Die Maxillaria, festgehalten von den Bändern, die zum Schädel und zu den Palatina führen, schieben dabei Prämaxillaria und Rostralknorpel dorsad und gewinnen selber Rückhalt an den Palatina im Moment der Caudadführung des craniodistalen Maxillarendes. Das für den Nahrungserwerbstyp des „Zangenpackers" unter den Fischen, den der Heilbutt repräsentiert, besonders vordringliche Problem der Beißtüchtigkeit des Oberkiefers ist also hier auf konstruktiv eindrucksvolle Weise gelöst.

Der ebenfalls räuberische Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* ist von vornherein durch seine laterale Abflachung auffällig; und er ist auffällig durch die gegenüber dem Heilbutt viel zartere und schwächere Ausbildung der Kieferknochen, die überdies auch nur ganz schwach bezahnt sind.

1. Für einen räuberischen Großbrockenschlinger tritt bei so stark komprimiertem Schädel das Problem auf, beim Beuteerwerb die Mundöffnung auch lateral hinreichend zu erweitern. Für den Unterkiefer wird dies ohne weiteres erreicht durch die weite laterale Ausschwenkung der Suspensorien; das beträchtliche Ausmaß dieser Lateradführung der Kieferstiele ist für den Steinbutt kennzeichnend. Sie bedingt eine plötzliche und drastische Erweiterung der Mundhöhle des Steinbutts, die sich fast ganz in dessen Frontalebene vollzieht, da die sich spreizenden Hyalspangen des Fisches schließlich fast eine Gerade miteinander bilden, die senkrecht zu seiner Medianen steht.

2. Diese weite Ausschwenkung der Suspensorien wird gleichzeitig wichtig für den Oberkiefer, weil dabei die Rostralteile beider Palatina mediad geführt werden und dabei auf die Seitenflächen der Maxillargelenkteile einen Druck ausüben, dem der Oberkiefer nach rostrad ausweicht. Die dadurch bewirkte Anspannung verschiedener Bänder aktiviert die einzelnen Oberkieferknochen.

3. Für die Beteiligung des Oberkiefers an der Erweiterung der Mundöffnung nach den Seiten hin, ist der beim Absenken des Unterkiefers auftretende, ventrad gerichtete Zug der Ligamenta primordialia sehr wichtig, weil durch ihn die Maxillaria schließlich mit ihren rostralen Gelenkköpfen derart gegen den Vomer gedrückt werden (Abb. 48), daß die cranio-distalen Maxillarenden weit nach lateral ausschwenken; daher übertrifft schließlich die Breite des geöffneten Maules die „Dicke" des Fisches um ein beträchtliches. In keiner Stellung und Phase ihrer Bewegung aber finden die Oberkiefer ein festes Widerlager, um einen etwa gegen sie entstehenden Beißdruck des Unterkiefers abfangen zu können.

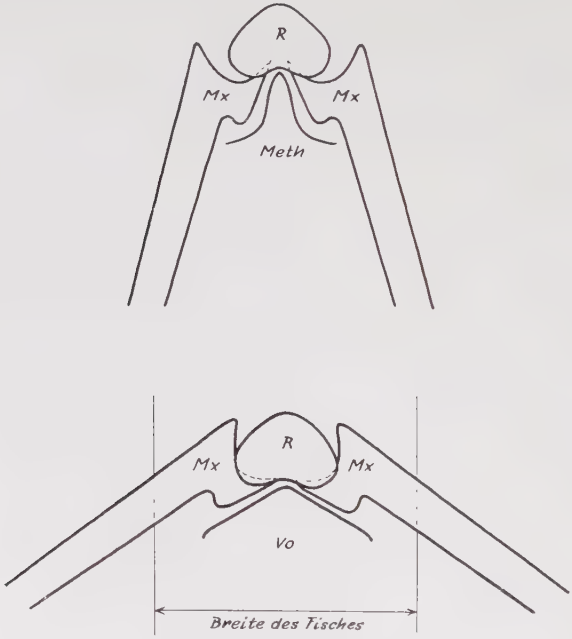

Abb. 48. Steinbutt *(Scophthalmus maximus)* — gedachter Transversalschnitt in der Region des Mesethmoid bei eingestülptem Oberkiefer (oben) und weiter rostral bei aktiviertem Oberkiefer (unten) zur Verdeutlichung des Spreizmechanismus der Maxillaria.

4. Die Fähigkeit, die Suspensorien stark abzuspreizen und mit der daraus resultierenden gewaltigen Erweiterung der Mundhöhle einen reißenden Sog zu erzeugen, deutet im Zusammenhang mit der Grazilität, mit der schwachen Bezahnung und mit der man-

gelnden Beißtüchtigkeit der Prämaxillaria und Dentalia darauf hin, daß der Steinbutt die Beute nicht mit den Kiefern ergreift, sondern sie durch rasche und ausgiebige Erweiterung der Mundhöhle einstrudelt.

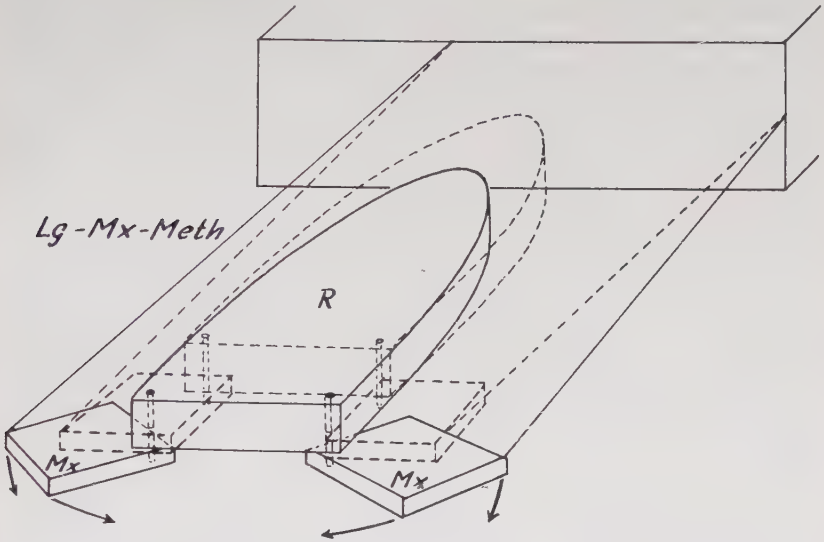

Abb. 49. Heilbutt *(Hippoglossus hippoglossus)* — Schema zur Verdeutlichung der Einrollung des Maxillare — es ist nur die Drehung um die Vertikalachse dargestellt (vgl. Text S. 32, 40).

Die Schefschnut *(Lepidorhombus whiff-iagonis)* ist in ihren morphologischen Gegebenheiten dem Steinbutt außerordentlich ähnlich. Funktionell gesehen führt ihre geradezu extreme laterale Komprimierung dazu, daß die besonders damit im Zusammenhang stehenden — beim Steinbutt ebenfalls vorhandenen — kiefermechanischen Eigenheiten, die namentlich auf die laterale Erweiterung der Mundöffnung hinwirken, noch entschiedener ausgeprägt sind. Auch diese Art vermag mit ihren sehr grazilen Kieferknochen, unter denen die Prämaxillaria jeden festen Widerlagers für ihre Beißfunktion ermangeln, die Beute nicht zu ergreifen, sondern kann sie nur mit gewaltigem Sog einschwemmen. Die dafür notwendige, beträchtliche Erweiterung der Mundhöhle wird bei ihr wie beim Steinbutt, aber nicht nur in lateraler, sondern auch in dorsoventraler Richtung bewirkt, da die Hyalspangen der Schefschnut zwar schließlich auch in der Transversalebene liegen, aber einen nach unten spitzen Winkel miteinander bilden.

Beim Vergleich der hier funktionell analysierten morphologischen Strukturen an den Kieferapparaten von 4 Plattfischarten ergibt sich, daß manche der beobachteten unterschiedlichen Besonderheiten nicht als von vornherein speziell funktionsbedingt gedeutet werden können. Solche Besonderheiten können daher als Indikatoren einer engeren, phylogenetisch systematischen Verwandtschaft zwischen den Formen gelten, denen gemeinsam sie zukommen. Nur die beiden Pleuronectiden (Heilbutt und Scholle) haben das blindseitige Lacrymale in die spezielle blindseitige Anbänderung des Oberkieferapparates an das Neurocranium einbezogen; nur sie besitzen jederseits zwei voneinander getrennte Ligamenta mandibulo-interopercularia, deren mehr ventral gelegenes am Ventralrand des Dentale ansetzt, und, ohne erkennbare Sonderfunktion beim Heilbutt, erst auf der Augenseite der hochspezialisierten Scholle — dort weit vorn am Dentale angreifend — seine besondere funktionelle Bedeutung erhält. Nur die beiden Bothiden (Steinbutt und Schefschnut) besitzen noch — und auch sie nur auf der Blindseite — die auch für sie als sicher entbehrlich erscheinende Sehne vom Musculus adductor mandibulae zum (blindseitigen) Maxillare; nur sie zeigen die Besonderheit, daß die Musculi adductores arcus palatini außen an den Pterygoiden inserieren. Ob diese Merkmalsunterschiede Bedeutung auch für die öfters (Kyle 1923, Norman 1934, und Hubbs 1945) ventilierte Frage der mono- oder der diphyletischen Abstammung der Pleuronectiden und der Bothiden von jeweils verschiedenen Familien symmetrischer Fische haben, können nur weitere vergleichende Untersuchungen lehren, die auch andere den Plattfischen nahestehende Gruppen von percomorphen Fischen einbeziehen.

Literatur

Burne, R. H. (1909): The Anatomy of the Olfactory Organ of the Teleostean Fishes. Proc. zool. Soc. London, 610—663.

Cole, F. und J. Johnstone (1901): Pleuronectes. Liverpool Marine Biology Committee Memoirs 8, 250 S.

Dietz, P. A. (1912): Verglijkende Anatomie van de Kaaken und Kieuwboogspieren der Teleostei. Dissertation. Leyden.

Dobben, W. H. van (1937): Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. Archives neerl. Zool. 2, 1—72.

Franz, V. (1910): Über die Ernährungsweise einiger Nordseefische, besonders der Scholle. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland N. F. 9, 197—215.

Ehrenbaum, E. (1936): Handbuch der Seefischerei. II., Stuttgart, X + 337 S.

Günther, K. (1953): Das Wangenproblem und das Problem des Wirkungswinkels der Mundöffnung in der funktionellen Genese des Visceralcraniums der Teleostier. Zool. Anz. 151, 157—166.

Günther, K. und K. Deckert (1955): Zweiter Versuch einer morphologisch-anatomischen Funktionsanalyse der Nahrungserwerbs- und Atmungsapparate von Tiefseefischen. Zool. Beitr. Berlin N. F. 1, 241—365.

Günther, K. und K. Deckert (1959): Morphologie und Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Tiefseefischen der Gattungen *Malacosteus* und *Photostomias* (Teleostei, Isospondyli, Stomiatoidea, Malacosteidae). Dana Rep. 49, 1—54.

Günther, K. und K. Deckert (1960): Neue Untersuchungen über die funktionellen Auswirkungen der caudal-ventralen Verlängerung des Kieferstiels bei Knochenfischen. IV. Das Viscerocranium von *Harpodon nehereus* Ham. Buch. (Iniomi, Harpodontidae). Zool. Beitr. Berlin N. F. 5, 241—280.

Hofer, H. (1938): Bau und Mechanik des Schädels von *Zeus pungio*. Zool. Jahrb. Anat. 64, 483—510.

Hofer, H. (1945): Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei Knochenfischen. Zool. Jahrb. Anat. 69, 321—404.

Höller, P. (1935): Funktionelle Analyse des Hechtschädels. Morph. Jahrb. 76, 279—320.

Holmquist, O. (1910): Der Muskulus protractor hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen. Lunds Univ. Aarskr. (N. F. 2) 6,6 1—25.

Hubbs, C. L. (1945): Pylogenetic Position of the Citharidae, a Family of Flatfishes. Misc. Publ. Mus. of Zool. Univ. of Michigan 63, 1—38.

Kampf, W. (1961): Vergleichende funktionsanalytische Untersuchungen der Nahrungserwerbsapparate einiger räuberisch lebender Knochenfische. Zool. Beitr. Berlin N. F. 6, 391—496.

Kirchhoff, H. (1958): Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. Zool. Jb. Anat. 76, 461—540.

Kyle, H. M. (1900): On the presence of nasal secretory sacs and an nasopharyngeal communication in Teleostei, with special reference to *Cynoglossus semilaevis*. Journ. Linn. Soc. 27, 541—556.

Kyle, H. M. (1923): The Asymmetry, Metamorphosis and Origin of Flatfishes. Phil. Trans. R. Soc. Lodon 211 B, 75—129.

Norman, J. R. (1934): A Systematic Monograph of the Flatfishes. Vol. I. London, VIII + 459 S.

Petersen, H. (1914): Das Kiefergelenk des Kabeljaus *(Gadus morrhua)*. Roux' Archiv 39, 51—111.

Pipping, M. (1926): Der Geruchsinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufnehmen des Futters. Comm. biol. Soc. sci. fenn. 2, 4, 1—28.

Spalteholz, W. (1911): Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten. Leipzig, 48 S.

Traquair, R. H. (1865): On the Asymmetry of the Pleuronectidae as elucidated by an Examination of the Skeleton in the Turbot, Halibut and Plaice. Transactions Linnean Soc. London 25, 263—396.

Tschernavin, V. (1948): On the mechanical working of the Head of bony fishes. Proc. Zool. Soc. London 118, 129—143.

Ubisch, L. v. (1951/52): Untersuchungen über Pleuronectiden II, III. Roux' Arch. 145, 1—61, 528—548.

Weber, H. (1952): Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. 9, 18—231 (21—27).

Verzeichnis der Abkürzungen

Knochen und Knorpel

Ang	Angulare Abb. 3, 6, 9, 19, 35, 46
Art	Artikulare Abb. 3, 6, 9, 19, 39, 45, 46
Cdf	Caudalfortsatz des Prämaxillare Abb. 24, 28
Cm	Meckelscher Knorpel Abb. 8, 9
Dent	Dentale Abb. 3, 6, 9, 39, 45, 46
D	Dorn zur Einzapfung des Maxillare in den Rostralknorpel Abb. 27, 29
Ept	Ectopterygoid Abb. 3, 6, 8, 9, 17, 19, 32, 45
Ethk	Ethmoidalknorpel Abb. 1, 5, 13, 16
Fr, (lFr, rFr)	Frontale (linksseitiges, rechtsseitiges Fr) Abb. 1, 2, 5, 6, 13, 16, 17, 40, 41

Gk	Gelenkkopf des Prämaxillare Abb. 24, 28
Hy	Hyomandibulare Abb. 9, 46; auf Abb. 22: Hyoidspangen
Iop	Interoperculare Abb. 3, 6, 8, 9, 10, 19, 22, 39, 44, 45
L	Ansatz des Lacrymale Abb. 1
Lac	Lacrymale Abb. 3, 6, 15, 32, 34, 43, 45
Md (a b)	Mandibula (augen- bzw. blindseitige) Abb. 22
Mek	Medialkante der Maxillargelenkpfanne Abb. 25, 26, 27
Meth	Mesethmoid Abb. 1, 13, 30, 31, 36, 40, 41, 48
Mk	Mesethmoidalkante Abb. 1, 2, 5, 13, 31, 43
Mspt	Mesopterygoid Abb. 3, 6, 8, 32, 46
Mtpt	Metapterygoid Abb. 3, 6, 8, 9, 46
Mx (lMx, rMx)	Maxillare (linksseitiges, rechtsseitiges Maxillare) Abb. 3, 6, 15, 17, 18, 32, 33, 35, 37, 38, 39, 42, 46, 47, 48, 49
Nas	Nasale Abb. 15, 33, 37, 42
olf	Foramen nervi olfactorii Abb. 1, 13
Op	Operculum Abb. 9, 10, 39, 44, 45
Pal	Palatinum Abb. 3, 4, 6, 8, 9, 10, 12, 17, 32, 34, 37, 38, 42, 45
Pas	Parasphenoid Abb. 2, 5, 13, 16, 31, 36
P asc	Processus ascendens Abb. 19
Pfr (lPfr, rPfr)	Präfrontale (linksseitiges, rechtsseitiges Praefrontale) Abb. 1, 2, 5, 6, 13, 18, 30, 31, 36, 40, 41,
Pmx	Prämaxillare Abb. 3, 4, 6, 15, 16, 17, 18, 32, 33, 35, 37, 38, 39, 42, 43, 47
Pop	Präoperculum Abb. 3, 6, 8, 9, 10, 19, 39, 44, 45, 46
Psm	Pseudomesial Abb. 2, 31, 36, 40
Q	Quadratum Abb. 6, 8, 9, 19
Qg	Quadratumgelenk Abb. 17, 18
R	Rostralknorpel Abb. 3, 6, 7, 17, 34, 42, 43, 48, 49
Rk	Rostralkante des Maxillarstiels Abb. 29
R br	Radii branchiostegi Abb. 22, 39, 44
Soc	Supraoccipitale Abb. 40
Sop	Suboperculum Abb. 9, 22, 39, 44, 45
Sy	Symplecticum Abb. 3, 6, 8, 9, 10
Sty	Stylhyale Abb. 9, 45
Ukg	Unterkiefergelenk Abb. 23
Uksy	Unterkiefersymphyse Abb. 23
vLk	vordere Lateralkante der Maxillargelenkpfanne Abb. 25, 26, 27
Vo	Vomer Abb. 1, 2, 5, 13, 16, 30, 31, 36, 40, 41, 47, 48
VSp	vordere Suspensorialkante Abb. 18
Zb	Zahnbasen Abb. 24

Bänder

Lg DI	Ligamentum interoperculo-dentale Abb. 22
Lg II	Ligamentum interoperculo-dentale II Abb. 22
Lg Lac Pfr	Ligamentum lacrymo-präfontale Abb. 4, 10, 15
Lg lat	Ligamentum laterale Abb. 20, 21
Lg Md Iop	Ligamentum mandibulo-interoperculare Abb. 10, 20, 21, 39, 44, 46
Lg Mx Lac	Ligamentum maxillo-lacrymale Abb. 4, 7, 10, 15, 34, 35
Lg Mx Md ant	Ligamentum maxillo-mandibulare anterius Abb. 4, 7, 10, 44
Lg Mx Meth	Ligament zwischen dem (augenseitigen) Maxillare und dem Mesethmoid, Abb. 32, 34, 38, 49

Lg Mx Pal	Ligamentum palatino-maxillare Abb. 4, 7, 10, 15, 37, 38, 43, 44, 46
Lg Mx Pmx dist	Ligamentum maxillo-prämaxillare distale Abb. 4, 7, 10, 35, 39, 44, 46
Lg Mx Pmx prox	Ligamentum maxillo-prämaxillare proximale Abb. 17, 47
Lg Mx R	Ligament zwischen den Maxillaria und dem Rostralknorpel Abb. 17
Lg p	Ligamentum primordiale Abb. 4, 7, 10, 32, 35, 39
Lg Pal Pfr	Ligamentum palatino-präfrontale Abb. 37, 42, 43, 44
Lg Pal R	Ligamentum palatino-rostrale Abb. 15
Lg R Lac	Ligamentum rostro-lacrymale Abb. 34
Lg R Pal	Ligamentum rostro-palatinale Abb. 32, 34, 37, 38, 43

Muskeln

M add arc pal	Musculus adductor arcus palatini Abb. 45, 46
M Add Md	Musculus adductor mandibulae Abb. 10, 35, 39, 44, 45
M Add Md im	Musculus adductor mandibulae intramandibularis Abb. 9
[M] Add op	Musculus adductor operculi Abb. 44, 45, 46
[M] Dil op	Musculus dilatator operculi Abb. 10, 39, 44, 45, 46
M Int	Musculus intermandibularis Abb. 9
[M] Lev arc pal	Musculus levator arcus palatini Abb. 46
[M] Lev op	Musculus levator operculi Abb. 10, 44, 45, 46
[M] Prot hy	Musculus protractor hyoidei Abb. 22, 35, 44, 45, 46
[M] Hys	Musculus hyohyoideus superior Abb. 22

Sehnen und Befestigungen

A Lgp	Ansatz des Ligamentum primordiale Abb. 27, 29
A Lg Mx Meth	Ansatz des Ligamentum maxillo-mesethmoidale Abb. 27
A Lg Pal Pfr	Ansatz des Ligamentum palatino-präfrontale Abb. 8, 9
A Mx-Lac	Ansatz des Ligamentum maxillo-lacrymale Abb. 26
A Mx-Pal	Ansatz des Ligamentum palatino-maxillare Abb. 26
A Mx Prmx prox	Ansatz des Ligamentum maxillo-praemaxillare proximale Abb. 24, 25, 28, 29
Ans Add Md im	Ansatz des Musculus adductor mandibulae intramandibularis Abb. 8
[Ans] M int	Ansatz des Musculus intermandibularis Abb. 8, 9
A S Add	Ansatz einer Sehne des Musculus adductor mandibulae an der Maxillarpfanne Abb. 29
A Spl	Ansatz der Sehnenplatte Abb. 25, 26, 27
BA	Befestigungen der Sehne des M Add Md im Abb. 8
B Mx R	Befestigungen des Maxillare am Rostralknorpel Abb. 25, 26
B Pmx R	Befestigung des Praemaxillare am Rostralknorpel Abb. 24, 28
SaM [S Add Md]	Hauptsehne des M Add Md Abb. 4, 7, 10
S Add Md md	mandibularer Teil der Sehne des M Add Md Abb. 8, 39, 44, 45, 47
S Add Mx	Sehne vom M Add Md I. direkt zur Maxillargelenkpfanne
Spl [Sp]	Sehnenplatte Abb. 14, 37, 42

Sonstiges

aLs	augenseitiger lateraler accessorischer Nasalsack Abb. 11
aMs	augenseitiger medialer accessorischer Nasalsack Abb. 12
hÖ	hintere Öffnung der (augenseitigen) Nasenhöhle Abb. 11

ÖLs	Öffnung des augenseitigen, lateralen accessorischen Nasalsackes in die Nasenhöhle Abb. 11
ÖMs	Öffnung des augenseitigen, medialen accessorischen Nasalsackes in die Nasenhöhle Abb. 11
vÖ	vordere Öffnung der (augenseitigen) Nasenhöhle Abb. 11
bLs	blindseitiger lateraler accessorischer Nasalsack Abb. 12
bMs	blindseitiger medialer accessorischer Nasalsack Abb. 12
Rl	Lamellen des Riechepithels Abb. 11

Lebenslauf

Am 2. 3. 1932 wurde ich als Sohn des Arztes Dr. Raimund Flüchter und seiner Ehefrau Edeltraut geb. Kutscher in Berlin geboren. Nach vier Jahren Grundschule besuchte ich die Eosanderschule in Berlin-Pankow. Während der Evakuierung setzte ich den Schulbesuch an der Winrich-von-Kniprode-Schule in Marienburg in Westpreußen und nach Kriegsende an der Carl-von-Ossietzky-Schule in Berlin-Pankow fort und legte hier am 15. 6. 1950 die Reifeprüfung ab. Am 31. 10. 1951 wurde ich an der Freien Universität Berlin immatrikuliert. Ich studierte Zoologie (Prof. Dr. Ulrich, Prof. Dr. Herter, Prof. Dr. Günther, Prof. Dr. Hase), Botanik (Prof. Dr. Drawert), Genetik (Prof. Dr. Nachtsheim), Chemie (Prof. Dr. Lautsch), Physik (Prof. Dr. Lassen).

Am 20. 5. 1958 legte ich die Diplomprüfung in Biologie ab und studierte anschließend in Hamburg Fischereibiologie (Prof. Dr. Bückmann, Prof. Dr. v. Brandt, Dr. Mann), wobei ich gleichzeitig die Untersuchungen für meine Dissertation zum Abschluß brachte.

Jürgen Flüchter